FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 30. BAND

DER GANZEN REIHE 130. BAND

VIERTES (SCHLUSS-)HEFT

MIT 24 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1936

Flora. N. F. Band 30	Heft 4	S. 377–466, Jena, 17. 8. 1936

Inhaltsverzeichnis.

Seite

SUESSENGUTH, KARL, Über einen Baum mit Wurzelknollen. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . . 377—383

CHIEN-REN CHU, Der Einfluß des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugkräfte und ihren Turgor. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 384—437

BOECKER, EDUARD, Über eine Lemna mit regelmäßig homodromer und antidromer Verzweigung . . . . . 438—440

RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. I. Über eine dominante, semiletale Mutation (taeniata) im flavens-Komplex der Oenothera suaveolens. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 441—453

RENNER, O., Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von Sambucus, Veronica, Pelargonium, Spiraea, Chlorophytum. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 454—466

Bandtitel und Inhaltsverzeichnis.

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1936 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Genetische und zytologische Oenotherenstudien.

Von Dr. h. c. **Edgar Hoeppener,** Jena-Reval und Prof. Dr. **Otto Renner,** Jena.

Teil II: Zur Kenntnis von Oe. rubrinervis, deserens, Lamarckiana-gigas, Biennis-gigas, franciscana, Hookeri, suaveolens, lutescens.

(„Botanische Abhandlungen". Hrsg. von K. Goebel. Heft 15.) Mit 30 Abbild. im Text und 7 Tafeln. 86 S. gr. 8° 1929. Rmk 9.—

Inhalt: 1. Zur Kenntnis von Oe. rubrinervis und deserens. a) Analyse der Oe. rubrinervis, F_1. b) Analyse der Oe. deserens, F_1. c) F_2- und spätere Generationen. d) Die Beschaffenheit des Pollens. e) Die Reduktionsteilung der Oe. fragilis. / 2. Zur Kenntnis der Oe. Lamarckiana-gigas und -semigigas. a) Die Embryosackentwicklung der Oe. Lamarckiana-gigas. b) Die Reduktionsteilung der Oe. Lam.-gigas und c) Die Kreuzungen der F_1-Generationen und F_2-Generationen. d) Der Pollen und die Reduktionsteilung der triploiden Semigigas-Typen. / 3. Zur Kenntnis der Oe. biennis-gigas und -semigigas: Kreuzungen, Konstitution und F_2-Generationen. / 4. Zur Kenntnis von Oe. franciscana und Hookeri: Kreuzungen, Pollen und Reduktionsteilung. Embryosackentwicklung und Reduktionsteilung von Oe. albata. Weitere Reduktionsteilungen. / 5. Zur Kenntnis von Oe. suaveolens, lutescens, rubiflava: Embryosackentwicklung und Reduktionsteilung. Eine dauernd heterozygotische Lutescens. Der Komplex Sp-rubens. / 6. Zu Clelands Hypothese vom Zustandekommen der Chromosomenkoppelung. / Ergebnisse. Literaturverzeichnis.

Der erste Teil ist abgedruckt in „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre" Bd. 49. (1928).

Nachlaß von Prof. N. Malta

Über einen Baum mit Wurzelknollen.

Von **Karl Suessenguth.**

Mit 2 Abbildungen im Text.

Von Ph. von Luetzelburg erhielt das Botanische Museum München aus dem brasilianischen Staate Ceará sonderbare, zu mehreren zusammenhängende, harte Wurzelknollen, die als „Cipauba" bezeichnet waren. Das zugehörige Herbarmaterial, welches den gleichen Namen trug, bestimmte ich als eine Combretacee, *Thiloa glaucocarpa* (Mart.) Eichler. Die anatomische Untersuchung der dünneren Wurzelteile, die den Knollen entspringen, und der Sproßachsen des Herbarmaterials ergab mit völliger Sicherheit das Zusammengehören der Materialien, wie es ja auch vom Sammler angegeben wurde.

Thiloa ist eine Gattung, die nur in Brasilien und Paraguay vorkommt und bereits von Martius gesammelt wurde. Nach Mitteilung von Dr. von Luetzelburg handelt es sich bei *Thiloa glaucocarpa* um einen 15 m hohen Baum, so daß also die ältere, auf Eichler (Flora **49**, 1866, S. 149) zurückgehende Angabe, es sei ein „steigender" Strauch (*frutex scandens*), wenigstens für das Sammelgebiet von Luetzelburgs nicht zutrifft. Eichler sah die Pflanze nicht an Ort und Stelle, Martius, der die Art zuerst als *Combretum glaucocarpum* beschrieb, gibt keine deutliche Angabe über ihr Aussehen. Dr. von Luetzelburg hatte Gelegenheit, bei seinem mehrjährigen Aufenthalt in Ceará die Pflanze eingehender zu studieren. Morphologisch stimmt das Material von Ceará vollkommen mit dem Original von *Thiloa glaucocarpa* überein, was Zweige, Blätter und Blüten anlangt. Möglicherweise kommt die Art in anderen Teilen Brasiliens auch strauchig vor (wenn schon nicht als „*frutex scandens*") und die früheren Sammler hatten nur die Strauchform gefunden. Die Luetzelburgschen Pflanzen stammen aus dem „halbxeromorphen" Wald bei Grangeiro, südwestlich von Crato, aus der Taboleiro-Region. Weder bei *Thiloa*, noch bei einer anderen Combretacee sind bisher Wurzelknollen beobachtet worden. Bei einigen Bäumen aus anderen Familien — es wird weiter unten davon die Rede sein — muß es zwar ähnliche Organe geben, doch sind auch diese kaum jemals untersucht worden und jedenfalls ist ein Baum mit vielen Knollen an den Seitenwurzeln eine Merkwürdigkeit, die Beachtung verdient.

Die Knollen sind äußerlich hellbraun oder braunrot, etwa von der Farbe eines getrockneten Granatapfels, sie haben 2—12 cm Durchmesser und kommen nach von Luetzelburg in mehreren Formen vor: kugelig, eiförmig, walzlich und rübenartig. Sie sind ganz hart und äußerlich verholzt; wenn man sie mit einem harten Gegenstand beklopft, klingt es, wie wenn man an eine große, hartschalige Frucht anstößt. C. A. M. Lindman (Vegetationen i Rio Grande do Sul, Stockholm 1900, S. 109—115) hat ähnliche, aber kleinere Organe bei Stauden der brasilianischen Trockengebiete beobachtet und sie als „Xylopodien" bezeichnet. An diesen Stauden kommen sie oft nur in Einzahl vor. Viel Material von diesen Xylopodien ist nicht in die botanischen Sammlungen Europas gelangt, was nicht wunder nimmt, weil die Sammler in den Tropen im allgemeinen ihre Aufmerksamkeit nicht auch noch auf die unterirdischen Teile der Pflanzen richten können. Auch von Luetzelburg entdeckte die Knollen der *Thiloa glaucocarpa* nur durch Zufall, als er einmal einen umgestürzten Baum fand und die aufgeworfene Erde durchsuchte.

Die anatomische Prüfung der Knollen ergab Folgendes: die Knolle ist außen von einer sehr dünnen, harten und glatten Rinde umgeben, unter der das zuletzt aktive Kambium liegt. Dann folgen nach innen zu abwechselnd gelbe, schmale Ringe (Holz) und erdfarbene, breite Zonen schwammigen, weichen Gewebes. Die letzteren sind von radialen, im Querschnitt mehr oder weniger spindelförmigen Spalten unterbrochen, die in den inneren Teilen der Knolle an Weite zunehmen, so daß größere Hohlräume entstehen. Im Mittelteil der Knolle vereinigen sich diese Einzelhohlräume zu einem unregelmäßigen, großen, zentralen Hohlraum, in den die genannten Lamellenreste noch unregelmäßig vorspringen (Fig. 1). Die radialen Spalten und Risse im Innern der Knolle können nur durch tangentiale Schrumpfung des Schwammgewebes infolge von Austrocknung und nachfolgende Zerreißung entstanden sein. Diese Tatsache weist vielleicht darauf hin, daß die Knollen bis zu einem gewissen Grade der Wasserspeicherung dienen. Im übrigen sind es Organe zur Einlagerung von Reservestoffen. Die Zellen des „schwammigen" Gewebes sind dicht mit Stärkekörnern gefüllt, welche im Mikroskop meist das Aussehen von rechtwinkligen, gleichschenkligen Dreiecken mit abgestumpften Ecken oder Schnitzform aufweisen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß zu einer anderen Jahreszeit als der, in welcher die Knollen gesammelt wurden (August), mehr Wasser in ihnen vorhanden ist, doch sind sie jedenfalls in der Hauptsache als Organe der Stärkespeicherung anzusehen. Bei einem Baum, der Reservestoffe leicht im Holz und in der Rinde unterbringen könnte, ist es einigermaßen verwunderlich, daß

außerdem noch Wurzelknollen zur Einlagerung von Kohlehydraten usw. gebildet werden.

Die Ringe gelben, harten Gewebes bestehen aus Holzfasern, Gefäßen usw., entsprechen also im Bau dem normalen Xylem des Dikotylenstammes. Die erdfarbenen, weichen und schwammigen Gewebe dagegen bestehen aus dünnwandigen Zellen und sind also sehr geeignet, der Stärkespeicherung zu dienen, während die radialen Hohlräume innerhalb des Schwammgewebes und der mittlere große Hohlraum der Knolle vielleicht, wie erwähnt, die zeitweise Speicherung von Wasser ermöglichen. Daß die Wasserspeicherung bei manchen Bäumen der Trockengebiete Brasiliens eine große Rolle spielt, geht ja aus dem Bau der Tonnenstämme von *Cavanillesia* und *Chorisia*-Arten hervor (über *Spondias* s. unten). Die glatte und harte Rinde der *Thiloa*-Knollen kann verhindern, daß das Wasser aus der Knolle nach außen abgegeben wird. von Luetzelburg setzte einige dieser Holzknollen in Crato

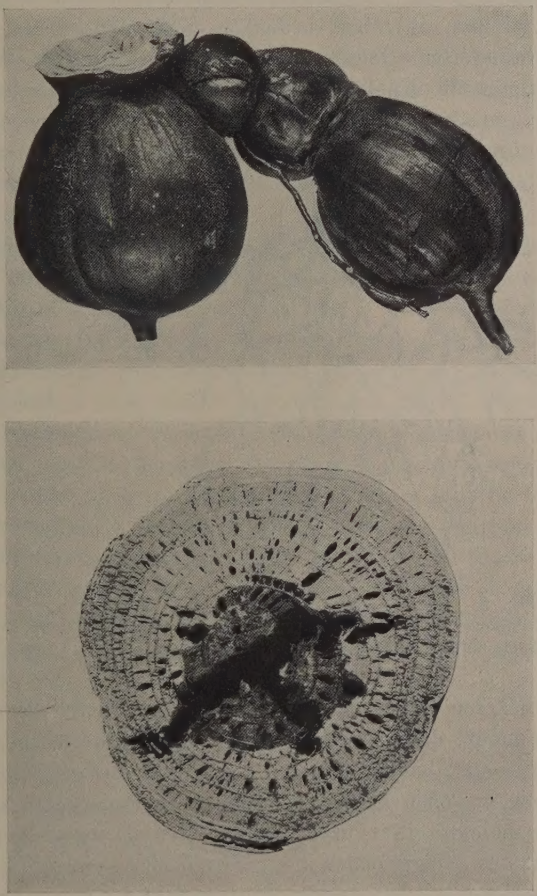


Fig. 1. Oben: Wurzelknollen von *Thiloa glaucocarpa* Eichl. Die Wurzeln, die unten ansetzen, sind abgeschnitten. $^2/_5$ d. nat. Gr.

Unten: Querschnitt durch eine solche Knolle. Die radialen Spalten der breiten Leptomringe deutlich erkennbar, ebenso der zentrale Hohlraum. Die dünnen konzentrischen Kreise bestehen aus Xylem. $^7/_{10}$ d. nat. Gr.

(Ceará) in einem Garten in Erde. Es zeigte sich, daß in etwa anderthalb Monaten aus ihnen neue beblätterte Sprosse hervorgingen, daß also eine Regeneration aus der Wurzelknolle möglich ist. Nach der Sproßbildung war die Stärke aus der Knolle weitgehend verschwunden. Die Kultur aus Knollen war im Gegensatz zu den Erfahrungen Duséns (an holzigen Knollen brasilianischer Stauden, s. unten) ohne Schwierigkeit, wobei man allerdings bedenken muß, daß sie im Gebiet des tropischen Standortes erfolgte. Normalerweise, d. h. im Wurzelverband, regenerieren die Knollen nicht, sind also für gewöhnlich auch keine Organe vegetativer Vermehrung. Über die morphologischen Verhältnisse teilte von Luetzelburg noch mit, daß die Knollen in großer Zahl an den Seitenwurzeln der *Thiloa* vorkommen, oft mehrere (4—5) hintereinander an einer Wurzel, so daß also in diesem Fall einer Knolle ein normales, dünnes Wurzelstück, diesem wieder eine Knolle, wieder ein Wurzelstück folgt usw. (Fig. 1, 2).

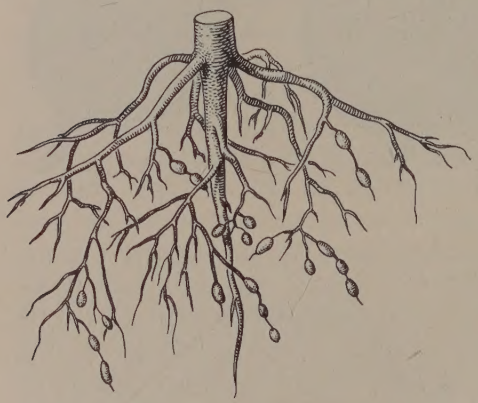


Fig. 2. Stammbasis und Wurzeln mit Wurzelknollen von *Thiloa glaucocarpa* Eichl. Schema nach einer Skizze von Ph. von Luetzelburg.

Zur Klärung der anatomischen Verhältnisse sei bemerkt: das Gewebe, welches im Vorhergehenden zunächst mit einem neutralen Ausdruck als „Schwammgewebe“ bezeichnet wurde, ist im Sproß und der dickeren Wurzel nicht in Gestalt von breiten Ringen (Querschnitt) vorhanden, die mit den Xylem-Ringen abwechseln, sondern nur in Form von etwa bohnenförmigen, kleinen, im durchfallenden Licht hellen Inseln, die zwischen dem hier durchaus vorwiegenden Xylem eingestreut und annähernd in konzentrischen Kreisen angeordnet sind. Diese Inseln dünnwandiger Zellen in den Sproßachsen einiger Combretaceen waren den Anatomen (Solereder, Holtermann, Schenck usw.) natürlich schon bekannt, sie wurden als „interxyläres Phloëm“ bezeichnet. Diese Bezeichnung schließt die Vorstellung ein, daß das Kambium an manchen Stellen seine Tätigkeit einstellt; während rechts und links der Stelle weiterhin Xylem gebildet wird, bleibt an dem betreffenden Teil das Phloëm bestehen, es rückt nicht weiter nach außen, sondern später bildet

sich außerhalb dieser Phloëmpartie ein neues Kambiumstück, welches sich in den übrigen, jetzt weiter nach außen gerückten Kambiumring eingliedert (Überbrückungskambium) und die innerhalb gelegene Leptominsel auf der Außenseite wieder mit Xylem überzieht. Der Vorgang spielt sich gleichzeitig an vielen Stellen des Kambiumringes ab und wiederholt sich nach außen hin immer wieder, so daß zuletzt die Anordnung von zahlreichen Inseln interxylären Phloëms im Xylem, wie oben beschrieben, sich ergibt. Da sich der Vorgang ohne Schemata nicht gut darstellen läßt, sei auf die Darstellung von H. Pfeiffer im Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. IX, Lieferung 15 (II, 2 C), Berlin 1926, verwiesen und besonders auf die Arbeit von B. Leisering (Über die Entwicklungsgeschichte des interxylären Leptoms bei den Dikotyledonen, Bot. Zentralblatt, Bd. 80, 1899, Combretaceae, S. 321).

Nachdem in den *Thiloa*-Knollen keine vereinzelten, zu Kreisen angeordneten Leptom-Inseln, sondern rings durchlaufende breite Bänder vorhanden sind, muß man sich die Entwicklung hier so vorstellen, daß jeder Leptomring zunächst normal von einem Kambium nach außen abgegeben wird, daß aber dann außerhalb dieses Leptomrings ein neues Ringkambium wieder Xylem nach innen, Phloëm nach außen bildet, der erste Leptomring infolgedessen in einen Xylemgürtel eingeschlossen wird. Dieser Vorgang wiederholt sich dann oftmals. Die ganzen inneren Kambiumringe gehen vollkommen in der Bildung von Holz- und Bastzellen auf, eine Meristemschicht ist hier nirgends mehr zu erkennen, aktiv ist nur noch das Kambium zu äußerst unter der Rinde der Knolle. In dem Zeitpunkt, in dem diese erhärtet und verholzt, wird jedoch die Tätigkeit und Neubildung der Kambien überhaupt eingestellt werden. Es ist bemerkenswert, daß das Leptom in den *Thiloa*-Knollen viel stärker entwickelt ist als in den Wurzeln und Sprossen, und die Hauptmasse der Knolle ausmacht.

Harte Knollen kommen bei einer ziemlichen Anzahl von Pflanzen im trockenen Brasilien vor. Lindman (l. c.) schreibt, die verholzten Knollen (Xylopodien) entstünden bei vielen Stauden und kleineren Sträuchern der südamerikanischen Savannen durch „vereinigte Beteiligung von Stengeln und Wurzeln", eine Angabe, die wohl der Nachprüfung bedarf, denn voraussichtlich wird es sich zum Teil um Wurzel- oder Rhizomknollen handeln. Bei Bäumen scheinen sie selten zu sein. Nach Warming soll *Spondias venulosa*, also eine Anacardiacee, riesige unterirdische Knollen besitzen, ebenso hat *Spondias tuberosa* Arr. in ihren „Wurzelwülsten" vermutlich unterirdische Wasserbehälter. Näher untersucht ist aber anscheinend bisher kein Fall dieser Art bei Bäumen.

Die ausführlichste Arbeit, die über andere „Holzknollen", d. h. also in diesem Fall Knollen mit sehr harter Außenschicht, an Wurzeln vorliegt, ist die von P. Dusén und F. W. Neger („Über Xylopodien", Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. 38, 1921, Abt. II, S. 258—316). Auf S. 262 bis 265 findet sich eine Liste von Pflanzen der südamerikanischen Campos mit Xylopodien. Dabei sind aber ziemlich heterogene Dinge vereinigt worden, denn es sind z. B. für Amarantaceen (4 *Gomphrena*-, 3 *Pfaffia*-Arten) Xylopodien angegeben. Die genannten Amarantaceen haben indes keine Knollen, die man ihrem Bau und ihrer Härte nach als „Holzknollen" bezeichnen kann. Auch die Knollen von *Oxalis Sternbergi* sind keine echten Xylopodien, da ihre Härte auf den hohen Stärkegehalt zurückgeht und nicht auf das Xylem. Es sind hier also Beispiele gewöhnlicher, reservestoffhaltiger Knollen mit eigentlichen Holzknollen, die zum Teil wohl auch der Wasserspeicherung dienen, vermengt worden. Die Knollen der *Thiloa* sind äußerlich hart wie Holz und schrumpfen in keiner Weise, während Dusén von 12—13 nicht näher bezeichneten Knollenarten seiner Liste (S. 266 Anmerkung) angibt, die „Xylopodien" seien nach 3wöchigem Aufenthalt an der Luft „bedeutend eingeschrumpft, gerunzelt, faltig". Eine wirkliche Holzknolle würde nicht einschrumpfen und so wird die Aufstellung von Dusén und Neger, welche Pflanzen aus 35 Familien aufzählt, einmal revidiert werden müssen, welche Pflanzen davon wirklich Knollen von der Konsistenz des Holzes (eventuell mit der teilweisen Aufgabe der Wasserspeicherung) haben und welche nur gewöhnliche etwas harte Reservestoff-Knollen besitzen. Die Knollen der Amarantaceen dienen in erster Linie der Dissimilatspeicherung. Die Festigkeit der Knolle von *Gomphrena graminea* geht auf die Steinzellenrinde und vielleicht zum Teil auf die enthaltenen Kristalldrusen zurück, aber nicht auf die Bildung eines Holzkörpers, der größte Teil der Knolle besteht aus Grundgewebe. Ebenso bestehen manche anderen der aufgeführten Knollen zur Hauptsache aus einem um die Leitbündel verteilten Grundgewebe, nicht aus Holz oder aus einem Kambium hervorgegangenen Geweben. Sie verdienen also die Bezeichnung Xylopodien oder Holzknollen nicht. Die Härte der Außenschichten von *Baccharis*-, *Vernonia*- und *Indigofera*-Knollen geht zum Teil auf Bastfaserbündel, zum Teil auch auf eine sehr stark verdickte Epidermis zurück. Auszuscheiden aus einer Liste der Xylopodien sind nach Ansicht des Verfassers ferner die rhizomartigen, langgestreckten, unterirdischen Organe von *Dorstenia brasiliensis*, die dicht mit Wurzeln besetzt sind; ferner alle zylindrischen, oft nur bleistiftdicken Rhizome oder Wurzeln, die nichts anderes sind als gewöhnliche Organe dieser Art mit etwas härterer Rinde. Die „Xylo-

podien“ Duséns und Negers wären bei einer eingehenderen Untersuchung in solche zu gliedern, die in erster Linie der Speicherung von Dissimilaten dienen (hierzu scheinen die meisten zu gehören), und in andere, die vorwiegend Wasser speichern. Ferner wäre bei beiden Gruppen zu unterscheiden, ob die Härte auf eine verholzte Rinde, auf wirkliche Xylembildung oder nur auf hohen Gehalt an Reservestoffen zurückzuführen ist. Aus der Arbeit von Dusén und Neger ist in vielen Fällen nicht sicher zu entnehmen, welche Arten die Autoren zur einen, welche zur anderen Gruppe rechnen. Die Möglichkeit, daß beide Aufgaben (Speicherung von Wasser und Dissimilaten) durch dasselbe Organ gelöst werden, wurde bereits erwähnt.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß mit der Combretacee *Thiloa glaucocarpa* Eichl. zum ersten Male der Fall näher untersucht wurde, in dem ein Baum unterirdische Organe, nämlich Wurzelknollen, mit der vorwiegenden Aufgabe der Stärkespeicherung bildet. Gleichzeitig sind die Knollen von *Thiloa* eines der besten Beispiele für Xylopodien.

Der Einfluß des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugkräfte und ihren Turgor[1]).

Von **Chien-Ren Chu.**

Mit 1 Abbildung im Text.

(Aus dem Forstbotanischen Institut der Universität München.)

Einleitung.

In einigen Fragen der physiologischen und pathologischen Wirkungen des Wassergehaltes der Blätter (der Waldbäume wie im allgemeinen) und besonders der abnorm starken Austrocknung sind im Schrifttum trotz zahlreicher Untersuchungen der letzten Zeit mancherlei Lücken und Unsicherheiten zu finden. So ist noch nicht in ausreichendem Maße festgestellt, welchen Grad von Austrocknung die Holzpflanzen, besonders die immergrünen Nadelblätter vertragen, ohne abzusterben oder abzufallen. Über die Veränderungen der Zellsäfte und Saugkräfte der Baumblätter beim Austrocknen liegen widerspruchsvolle Angaben vor. In dieser Hinsicht bedarf auch die Lehre der Saftströmungen noch der Ergänzung. Ganz im Rückstand ist trotz ihrer unbestrittenen Bedeutung die größenmäßige Erforschung der mechanischen Wandspannung, des Turgors, in seiner Abhängigkeit vom Wasserhaushalt, vom Wachstum und anderen Faktoren.

Mit diesen und verwandten Fragen befassen sich die folgenden Untersuchungen.

I. Wassergehalt und Lebensfähigkeit.

A. Fragestellung.

Häufig beobachtet man, daß immergrüne Blätter im Winter absterben. Dieser winterliche Tod wird in der Regel als „Frosttrocknis" aufgefaßt. Da die Wasserzufuhr im Winter bei gefrorenem Bodenkörper erschwert ist, soll der Wassergehalt der Blätter bei fortgesetzter, wenn auch eingeschränkter Verdunstung so tief sinken, daß es zum Trockentod der Zellen kommt.

1) Erschienen als Dissertation der Universität München.

Diese Auffassung wurde in neuerer Zeit besonders von Walter (1930) vertreten, der das mit der Abtrocknung verbundene Ansteigen der osmotischen Konzentration für die eigentliche Schadensursache hält, ferner von Schmidt. Jede Pflanzenzelle soll nach Ansicht Walters nur eine bestimmte osmotische Konzentration des Zellsaftes vertragen.

Demgegenüber behaupten Münch (1933) und seine Schüler (Zeidler, 1932; Pfeiffer, 1933), daß die Wasserabgabe im Winter in unserem Klima so langsam sei, daß es in der Natur praktisch nie zu einer eigentlichen Vertrocknung immergrüner Blätter kommen kann. Das fragliche Absterben sei vielmehr als einfaches Erfrieren aufzufassen.

Zur weiteren Klärung dieser strittigen Fragen stellte ich Untersuchungen darüber an, wieviel Wasserverlust die Holzpflanzen vertragen können, ohne abzusterben. Anfangs arbeitete ich besonders mit immergrünen Holzpflanzen, später dehnte ich die Untersuchungen auch auf (winterkahle) Laubhölzer in der Vegetationszeit aus.

Diese Untersuchungen sollen zugleich die Grundlage bilden für die in späteren Abschnitten zu behandelnde Frage über die Veränderungen der Saugkräfte, die beim Abtrocknen entstehen, und die maximalen Saugkräfte an der Grenze der Lebensfähigkeit.

B. Methodik.

Zur Bestimmung des ursprünglichen Wasserdefizits wurden die Triebe — bei Laubhölzern nur das Blatt — nach dem Abpflücken auf einer analytischen Waage bis auf Milligramm genau gewogen, hierauf an ihrem unteren Ende unter Wasser beschnitten und in ein geschlossenes Gefäß gesetzt. Das Gefäß enthielt etwas Wasser und wurde zur Herstellung eines dampfgesättigten Raumes mit Fließpapier ausgekleidet. Nach 3 oder mehr Tagen wurde die Wasseraufnahme durch abermaliges Wiegen bis zum maximalen Wert bestimmt. Nun wurde dieses Material bei 105° getrocknet, um das absolute Trockengewicht **(TG)** zu erhalten. Aus der Differenz zwischen Frischgewicht **(FG)** und Trockengewicht wurde der Wassergehalt ermittelt **(WG)**, zwischen maximal gesättigtem Wassergehalt und Trockengewicht die Wasserkapazität **(WK)** und zwischen Wasserkapazität und ursprünglichem „normalen" Wassergehalt das Wasserdefizit **(WD)** oder das Sättigungsdefizit. Alle Werte wurden in Prozenten des Trockengewichtes ausgedrückt, da dieses wenig veränderlich ist und somit eine beständigere Grundlage bildet als das Frischgewicht, das von anderen wie Zeidler und Stefanoff, als Bezugsgröße benutzt wurde.

Die zu Dürreresistenz-Untersuchungen herangezogenen beblätterten Zweige wurden nach dem Wiegen durch kürzeres oder längeres Auslegen im Zimmer auf abgestufte Austrocknungsgrade gebracht. Die Grenze der Lebensfähigkeit wurde dadurch bestimmt, daß die angetrockneten Zweige wie oben in wassergesättigten Raum gebracht wurden. Die Blätter, die durch die Abtrocknung beschädigt worden waren, verloren ihre frischgrüne Farbe und verfärbten sich, besonders in den Interkostalfeldern, trübgrün bis braun, teils ganz, teils fleckig, je nach dem Beschädigungsgrad. Bei teilweiser Beschädigung wurde der Prozentsatz der toten und der lebenden

Blätter oder Blatteile abgeschätzt. Von allen Proben wurde hierauf auch das Trockengewicht bestimmt. Der Wassergehalt, der sich aus dem Gewichtsverlust beim Austrocknen ergab, wurde als Wassergehalt beim letalen (oder subletalen) Punkt **(WL)** bezeichnet und ebenso in Prozenten des Trockengewichtes ausgedrückt.

Anfangs arbeitete ich mit gut bebfätterten Zweigen, später nur noch mit abgetrennten Blättern, die gleichmäßigere Ergebnisse lieferten. Bei der Fichte war dies schon aus dem folgenden Grund notwendig. Münch hatte gefunden, daß die Fichtennadeln oft schon bei einem Austrocknungsgrad abfallen, bei dem sie noch durchaus am Leben sind. Werden solche Nadeln wieder angefeuchtet, so behalten sie ihre frischgrüne Farbe und können noch lange am Leben erhalten werden.

Bei der Fichte wird der Nadelfall beim Austrocknen rein mechanisch dadurch verursacht, daß an der Grenze zwischen Nadel- und Blattachsen zwei aneinandergrenzende Zellschichten wegen verschiedener Wandstärke ungleich schwinden und dadurch mechanisch voneinander getrennt werden.

Bei der Tanne beobachtete ich eine ganz andere Art von Nadelfall. Die Nadeln fielen nicht beim Abtrocknen ab, sondern im Gegenteil dann, wenn sie durch Einstellen in Wasser bei dampfgesättigter Luft zu einem unnatürlich hohen Wassergehalt kamen. Die Ursache dieses eigentümlichen Verhaltens der Nadeln von *Abies alba* ist meines Wissens noch unbekannt.

Im Jahre 1915 haben Neger und Fuchs auch über Nadelabfall gearbeitet, aber von diesem Verhalten nichts erwähnt.

Die notwendigen Wetterangaben während der Untersuchungszeit, Temperatur, Niederschlag, Luftfeuchtigkeit, Sonnenscheindauer, wurden in einer Tabelle zusammengestellt, die aber des Raumes wegen nicht wiedergegeben werden kann. Sie kann bei Bedarf vom Forstbotanischen Institut in München erhalten werden.

C. Eigene Ergebnisse.

1. Wasserdefizit und Dürreresistenz der Wintertriebe.

Zeidler wies bei Fichtenwintertrieben und Efeublättern nach, daß das jeweilige Wasserdefizit in der Natur in der Regel nur ungefähr 10% des Frischgewichtes beträgt, während der Todespunkt erst bei einem sehr viel größeren Wasserdefizit erreicht wird. Die Blätter können noch weiter Wasserverlust bis 30 und 40% ihres Frischgewichts ertragen, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren.

Zur Prüfung und Erweiterung dieser Befunde stellte ich die folgenden Versuche mit Wintertrieben an:

Die Winternadeltriebe wurden auf zweifache Art behandelt: Die eine Gruppe ließ ich nach dem Abschneiden direkt durch Auslegen bis WL-Punkt austrocknen. In der anderen Gruppe wurden die Zweige zuerst durch Einstellen in Wasser, wie beschrieben, bis zur Wassersättigung gebracht, sodann ebenfalls bis zum letalen Punkt abgetrocknet. Bei den Winternackttrieben der Laubhölzer wurden dagegen außer bei der Esche nur WL-Werte bestimmt.

Tabelle 1.

Wassergehalt bei frischem Zustand ..... (WG)
Wasserkapazität ..... (WK)
Wasserdefizit ..... (WD)
Wassergehalt an der letalen Grenze..... (WL)
in % des Trockengewichtes, WL auch in % des WG, Wintertriebe.

		Frisch			Vertrocknet		
		$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WK}{TG}$ %	$\frac{WD}{TG}$ %	$\frac{WL}{WG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	Zustand
Taxus baccata	5. II. 34	130,1	131,4	1,4	25,0	32,5	0% tot
	10. I. 34	136,4	—	—	24,6	33,4	20% „
Picea excelsa	5. II. 34	146,2	165,2	19,0	28,0	40,9	*)
	2. XII. 33	150,5	—	—	37,7	56,7	
Pinus silvestris	6. II. 34	171,3	187,0	15,7	49,0	83,9	50% „
	2. XII. 33	175,3	—	—	55,0	96,4	20% „
Abies alba	8. II. 34	111,5	133,2	21,7	32,0	35,7	50% „
	10. I. 34	114,1	—	—	36,3	41,4	20% „
Syringa vulgaris.....	20. I. 34	109,3	—	—	33,3	36,3	0% „
Corylus avellana	20. I. 34	106,0	—	—	42,9	45,5	70% „
Fagus silvatica	20. I. 34	98,2	—	—	38,2	37,5	55% „
Salix pentandra × fragilis	20. I. 34	110,4	—	—	38,2	42,2	75% „
Populus canadensis	20. I. 34	146,8	—	—	31,2	45,7	25% „
Fraxinus excelsior	1. II. 34	93,2	112,5	19,3	28,5	26,5	25% „
Acer pseudoplatanus ...	1. II. 34	94,7	—	—	27,4	26,0	0% „
Ulmus montana	1. II. 34	120,3	—	—	33,1	39,9	50% „
Sorbus aucuparia	1. II. 34	125,3	—	—	18,8	23,5	35% „
Pirus malus.....	1. II. 34	117,4	—	—	34,3	40,3	45% „

*) = Knospen und Rinde halb tot, Nadeln meist abfallend, aber lebend.

Aus der Tabelle 1 läßt sich ersehen, daß der Wassergehalt (WG) der benadelten Wintertriebe von Dezember bis Februar im Freien allmählich nur wenig abnahm, obwohl in dieser Zeit ungewöhnlich trockenes, sonniges, kaltes Wetter herrschte. Besonders gering, fast unmerklich, ist das Wasserdefizit der Eibe, etwas größer, absolut aber ebenfalls gering, ist es bei der Tanne und Fichte. Von einer Vertrocknung, der sogenannten Frosttrocknis, sind sie noch sehr weit entfernt.

Wieviel Wasserverlust ein Trieb ertragen kann, zeigen die Spalten 4 und 5 in Tabelle 1. Die Eibe, die von vorneherein nicht viel Wasser enthält, kann drei Viertel ihrer Gesamtwassermenge verlieren, ohne abzusterben. Mit ihrer geringen Wasserkapazität ist die Fähigkeit verbunden, noch bei geringem Wassergehalt am Leben zu bleiben. Bemerkenswert ist noch, daß das Wasser nur ein Drittel des Trockengewichts betrug, wobei der Trieb fast mumifiziert schien, ohne daß der kritische Punkt erreicht gewesen wäre. Die Tanne enthielt ursprünglich ebenfalls wenig Wasser, konnte aber weniger Wasserverlust ertragen. Die Kiefer verhielt sich der Eibe entgegengesetzt. Während erstere in ihrem frischen Zustand viel mehr Wasser enthielt, konnte sie nur den Verlust der Hälfte

ihrer Wassermenge ertragen: dabei waren bei der Kiefer Schrumpfungserscheinungen wie bei der Eibe nicht aufgetreten. Dieser Gegensatz ist bemerkenswert angesichts der Tatsache, daß die Kiefer unter allen unseren Nadelhölzern in der Natur am wenigsten unter Trockenheit und den Winterschäden leidet, die Eibe jedoch zu den gegen Winterschäden empfindlichsten Holzarten gehört, ein weiterer Hinweis dafür, daß die fraglichen Winterschäden nicht durch Vertrocknung verursacht sind.

Auch bei Fichten liegen alle Werte höher als bei den Eiben. Die Nadeln sind, obwohl sie schon bei geringer Austrocknung abfallen, meistens noch lebend, während Knospen und Rinde schon beim angegebenen WL-Punkt abgestorben sind.

Unter den Laubholzarten verträgt *Corylus*, *Populus* am wenigsten, *Sorbus aucuparia*, *Syringa* und *Acer* am meisten Wasserverlust. Auffallend ist dabei, daß die so empfindliche *Sorbus* nach Iwanow im Winter auch sehr stark verdunstet. Sie würde also besonders durch Wintervertrocknung gefährdet sein, wenn diese Todesursache überhaupt eine praktische Rolle spielen würde. — Die nackten Triebe der Laubhölzer erwiesen sich im allgemeinen als weniger wasserhaltig als die belaubten Triebe der Nadelhölzer.

2. Dürreresistenz abgefallener und abgetrockneter Fichtennadeln.

Es wurde bereits oben ausgeführt, daß die Fichtennadeln bei stärkerem Wasserverlust abfallen, jedoch mit jeweilig vorhandener Wassermenge noch weiter leben können. Nach Neger und Fuchs (1916; siehe auch Behrens, 1886) „bedarf die Fichte eines Wasserverlustes von 42% des Wassergehaltes, damit die Nadeln zum Abfallen kommen".

Ich sonderte und wog die abgefallenen Nadeln (s. Tabelle 2 A) je nach verschiedenen Austrocknungsgraden der Zweige und beobachtete, daß die früher abgefallenen Nadeln mehr Wasser als die später abgefallenen enthielten. Jene wurden eine gewisse Zeit lang weiter getrocknet und sodann in eine mit angefeuchtetem Fließpapier ausgelegte Petrischale gebracht, wobei sich herausstellte, daß von diesen Nadeln ein großer Prozentsatz noch lebte. Sie nahmen wieder Wasser auf und behielten ihre grüne Farbe. Es ist bemerkenswert, daß auch die zuletzt abgefallenen Nadeln, die ganz ausgetrocknet schienen, bei Weiterbehandlung im feuchten Raum zum Teil noch lange am Leben erhalten werden konnten, wenngleich der Prozentsatz der nicht abgestorbenen Nadelmenge niedriger geworden war.

Den eingehenden Untersuchungen Iljins (1932, 1933, 1935) verdanken wir die beachtenswerte Erkenntnis, daß die einmal stark aus-

getrocknete Zelle nicht sofort wieder in Wasser gesetzt werden darf, weil bei „Pseudoplasmolyse" das Protoplasmagerüst durch Zerreißen beschädigt wird. Ich brachte deshalb die Nadeln nicht unmittelbar mit Wasser in Berührung, sondern spannte ein Drahtnetz über das Fließpapier und legte dann erst die abgetrockneten Nadeln darauf. Doch erwies sich dieses Verfahren als überflüssig, da die der Feuchtigkeit näher liegenden Nadeln wider Erwarten zu einem größeren Prozentsatz lebend blieben und auch unter Wasser getauchte Nadeln nicht abstarben. Offenbar wird die Wasseraufnahme durch die derbe Kutikula der Fichtennadeln so verlangsamt, daß kein Schaden durch allzu rasches Quellen entsteht. Es schien mir deshalb ratsam, die abgetrockneten Nadeln direkt auf Wasser zu legen, damit genügende Imbibition rechtzeitig vor sich gehen konnte.

Tabelle 2.

Wassergehaltsgrenze der Lebensfähigkeit (WL) abgetrockneter abgefallener Fichtennadeln. Gewicht je 100 Nadeln in g.

Versuch	Datum	Gew. von 100 abgef. Nadeln	Nadelgew. nach weit. Abtrock.	Trockengewicht	$\frac{WL}{TG}$ %	% der Nadeln lebend	halblebend	tot
A.	3. I. 34	0,348	0,330	0,220	50,0	21	43	36
	5. I. 34	0,308	0,282	0,220	28,2	10	38	52
	9. I. 34	0,235	0,235	0,180	30,6	11	38	51
	9. I. 34	0,250	0,238	0,187	37,3	1	26	73
B.	18. I. 34	0,395	0,260	0,177	46,9	40	0	60
	20. I. 34	0,295	0,295	0,172	71,5	21	0	79
	22. I. 34	0,280	0,280	0,175	60,0	13	2	85
	22. I. 34	0,280	0,255	0,165	48,6	1	1	98
	23. I. 34	0,245	0,245	0,160	53,1	13	3	84

Nach Tabelle 2 hatten die zuerst abgefallenen Nadeln nicht nur einen größeren Wassergehalt, sondern auch ein größeres Trockengewicht. Bemerkenswert ist dabei, daß die früher abfallenden Nadeln jedoch nicht größer, sondern kleiner und ungünstiger entwickelt waren. Die Abnahme des Trockengewichtes bei Abtrocknung von Blättern führten Mothes (1928) und Iljin (1923) auf den Verbrauch von Eiweißstoffen und Kohlehydraten bei Wassermangel zurück. Iljin hat mit besonderer Berücksichtigung der Xerophyten eine starke Erhöhung der Atmung bei Wassermangel nachgewiesen. Zur weiteren Prüfung wurden von gleichartigen Blättern beliebiger Pflanzen, die gleichzeitig abgepflückt worden waren, die einen sofort in den Trockenofen gebracht, die anderen vorher einige Zeit an der Luft getrocknet; es ergab sich, daß letztere bei der verzögerten Austrocknung Gewicht verloren hatten.

3. Das Wesen des Fichtennadelabfalles.

Da der Nadelabfall der Fichte mit unserer Frage der Frosttrocknis in Zusammenhang steht, unternahm ich darüber noch einige Versuche.

Münch hat festgestellt und näher untersucht, daß der Nadelabfall bei der Fichte sehr beschleunigt wird, wenn man die benadelten Zweige durch gegenseitiges Peitschen oder Anschlagen an eine Wand etwas verletzt. Die gepeitschten Zweige geben viel mehr Wasser ab und verlieren bei mangelnder Wasserzufuhr viel rascher ihre Nadeln als unversehrte Zweige. Die Steigerung der Verdunstung ist auf die Verletzung der schützenden Epidermis zurückzuführen. Zwar sind mit bloßem Auge und auch mit der Lupe solche Verletzungen an gepeitschten Zweigen meist nicht sichtbar. Ich konnte sie jedoch dadurch sichtbar machen, daß ich Nadeln von gepeitschten Zweigen in alkoholische Eosinlösung brachte, worauf die rote Farbe an verschiedenen Punkten durch die Epidermis eines Blattes eindrang und rote Flecken hervorrief.

Münch (1933) hatte schon gefunden, daß Fichtennadeln, die infolge starker Wasserabgabe so lose am Zweig sitzen, daß sie schon bei schwacher Berührung abfallen würden, sich wieder fest mit dem Zweig verbinden und ohne erkennbaren Schaden weiterleben, wenn man den Zweig vorsichtig in Wasser stellt. Ich wiederholte den Versuch in der Weise, daß ich die Nadeln vor dem Abtrocknen durch Äther, Chloroform oder durch Eintauchen in kochendes Wasser abtötete. Auch an solchen Zweigen nahmen die abgetrockneten und dadurch gelockerten Nadeln wieder ihre feste Verbindung mit dem Zweige an, wenn sie nach dem Abtrocknen wieder befeuchtet wurden. Damit bestätigt sich, daß der Nadelabfall bei der Fichte ein rein mechanischer, von Lebensäußerungen unabhängiger Vorgang ist.

4. Die Dürreresistenz der Blätter, der Rinde und der Knospen im Winter.

Bei den vorigen Versuchen hat sich ergeben, daß die Blätter gegen Vertrocknung weit widerstandsfähiger sind als Rinde und Knospen. Die Fichtennadeln können auch noch nach dem Abfallen einen gewissen Wasserverlust ertragen, während die Rinde und die Knospen schon längst abgestorben sind. In einem Falle konnte ich feststellen, daß die Rinde und die Knospen bei einem Wassergehalt (WL) des benadelten Zweiges von 41,4% des Trockengewichtes schon tot waren, während die Nadeln bei einer weiteren Austrocknung bis zu 28,4% noch zum Teil lebensfähig waren (10% lebend, 38% halb lebend, 52% tot). Daß das Abfallen der Fichtennadeln überhaupt kein Beweis für ihr Abgestorbensein ist, wurde bereits oben angeführt. Falls die abgetrockneten Nadeln noch am Triebe

festsitzen, werden sie in ihrem letzten Lebensstadium wahrscheinlich von der abgestorbenen Rinde und den Knospen in Mitleidenschaft gezogen, vielleicht dadurch, daß der Leitungsapparat außer Tätigkeit gesetzt ist, wodurch der in den Blättern vorhandene Überschuß an gebildeten Stoffen nicht mehr abgeleitet werden kann und zur Ursache des Absterbens der Blätter wird (Netolitzki, 1935).

Weitere Untersuchungen über dieses Problem sind in der Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3.

Wassergehalt im Frischzustand und an der letalen Grenze in % des Trockengewichtes der Nadeltriebe. Februar 1934.

Pflanzenarten	$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{WG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	Zustände bei WL		
				Knospen	Rinde	Blatt
Abies alba	120,5	47,5	57,3	verfärbt	verfärbt	lebend
Pseudotsuga Douglasii .	155,3	41,5	64,5	„	$^1/_3$ v. unt. tot verfärbt	„
Pinus strobus	145,4	49,7	72,3	„	$^3/_5$ v. unt. tot verfärbt	„
Pinus silvestris	183,2	57,6	105,8	„	$^1/_5$ v. unt. tot verfärbt	„
Taxus baccata	135,4	31,5	42,7	„	verfärbt	„
Cham. Lawsoniana	152,6	46,6	71,3	„	$^1/_4$ v. unt. tot verfärbt	„

5. Dürreresistenz isolierter Blätter.

a) Im Sommer.

Da sich nach dem Vorigen die Blätter gegen Wasserverlust anders verhalten als die Sprosse, wurden mit frisch gepflückten und dann getrockneten Blättern weitere Versuche gemacht, um die letzte noch zum Weiterleben notwendige Menge Wasser zu bestimmen (Tabelle 3 und 5).

Aus Tabelle 4 ersieht man, daß in der Natur an heiteren Sommertagen das Wasserdefizit nur bis etwa 20% des Trockengewichts beträgt. Am 12. VII. 1935 war das Wetter besonders schön. Die Luft war so trocken, daß der Gipfel eines Pflaumenbaumes bereits gegen Mittag welk wurde. Blätter hiervon wurden vorsichtig zur Wassersättigung gebracht; es konnte aber kein Wasserdefizit von über 20% des Trockengewichtes festgestellt werden.

Bestimmungen an der Hainbuche ergaben, daß dieselbe mit 21,2% des TG das höchste Wasserdefizit aufwies, wobei die Blätter noch frisch aussahen. Dies entspricht einem Wasserdefizit von 13 % der Wasserkapazität. Bei den übrigen Arten blieb diese $\frac{WD}{WK}$ (Sp 8 : 7) meist unter 10% zurück. Im allgemeinen ist der Defizitbetrag nach-

mittags größer als vormittags, wenngleich nicht erheblich. In seltenen Fällen ist es auch umgekehrt.

Das Wetter war in der Zeit der Probeentnahmen vom 8.—17. VII. 1935 sehr trocken und äußerst sonnig. Trotzdem ist das Wasserdefizit in dieser Zeit nicht erkennbar gestiegen und bei allen Holzarten gering. Auch sind die Blätter um diese Zeit nicht wesentlich wasserärmer als die von den gleichen Bäumen im Jahr vorher bei wesentlich feuchterem Wetter entnommenen Blattproben.

Um zu prüfen, bei welchem Wasserdefizit der Vertrocknungstod eintritt (WDL = letales Wasserdefizit), wurden von den gleichen Holzarten um ungefähr 8 Uhr 30 Min. weitere Blattproben entnommen und bis zum tödlichen Punkt am Zweig getrocknet (Tabelle 4, Spalte 11). Die Differenz zwischen der Wasserkapazität (Spalte 4) und diesem letalen Wassergehalt (Spalte 11) ergibt das letale Wasserdefizit (Spalte 13). Diese Werte sind zwar nicht ganz genau, weil die zu ihrer Bestimmung benutzten Proben an verschiedenen Tagen gewonnen wurden; doch kann der Fehler nach allen übrigen Erfahrungen nur un-

Tabelle 4.

Pflanzenarten	Datum	Natürliches Wasserdefizit 8 Uhr 30			15 Uhr 20			Datum	Tödliches Wasserdefizit			
		WG % TG	WK % TG	WD % TG	WG % TG	WK % TG	WD % TG		WG % TG	WL % TG	% tot bei WL	WDL % TG
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Corylus colurna	8. VII. 35	198,3	212,8	14,5	192,3	207,2	14,9	23. VI. 34	212,3	121,0	20	91,8
Betula verrucosa	8. VII. 35	173,4	189,6	16,2	172,4	189,3	16,9	8. VI. 34	175,3	79,2	20	110,4
Populus nigra-pyramidalis .	9. VII. 35	201,5	218,8	17,3	195,4	212,7	17,3	14. VI. 34	202,3	86,9	20	131,9
Acer platanoides	9. VII. 35	204,6	218,5	13,9	205,3	218,5	13,2	11. VI. 34	205,3	94,5	40	124,0
Ulmus montana	9. VII. 35	178,2	175,4	17,2	173,5	190,7	17,2	18. VI. 34	170,8	70,3	40	105,1
Pseudotsuga Douglasii . . .	11. VII. 35	160,2	176,7	16,5	162,5	178,7	16,2	2. VII. 34	163,5	67,7	40	109,0
Picea excelsa	11. VII. 35	154,3	172,8	18,5	152,2	170,7	18,5	5. VII. 34	155,3	55,0	20	117,8
Pinus strobus	11. VII. 35	149,2	164,7	15,5	152,1	169,6	17,5	6. VII. 34	154,0	69,8	30	94,9
Abies alba	12. VII. 35	165,3	182,3	17,0	162,5	181,0	18,5	3. VII. 34	178,3	92,5	25	89,8
Carpinus betulus	12. VII. 35	145,6	159,8	14,2	142,3	163,5	21,2	9. VI. 34	145,6	59,4	75	109,4
Fagus silvatica	17. VII. 35	142,1	156,2	14,1	143,5	156,6	13,1	9. VI. 34	142,1	58,7	60	95,5
Quercus pedunculata	17. VII. 35	180,4	196,6	16,2	178,5	198,7	20,2	8. VI. 34	182,4	76,5	15	120,1
Prunus domestica	12. VII. 35	142,5	156,6	14,1	134,1	153,2	19,1	20. VI. 34	143,9	50,5	45	106,1

Tabelle 5.
Wassergehalt bei frischem Zustande (WG) und an der letalen Grenze (WL) in % des Trockengewichtes (TG). WL in % des WG und Frischgewichtes (FG). Vormittags abgepflücktes Blatt; Sommer 1934.

Pflanzenarten	Datum	$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	$\frac{WL}{WG}$ %	$\frac{WL}{FG}$ %	% d. Absterbens bei WL
Juglans regia	8. VI.	199,2	67,7	51,4	102,4	0
Quercus sessiliflora	8. VI.	195,3	62,5	43,3	84,7	15
Syringa vulgaris	9. VI.	176,3	63,1	42,4	74,7	60
Tilia grandifolia	9. VI.	198,2	61,7	42,3	84,0	60
Acer pseudoplatanus	11. VI.	276,9	66,4	54,6	151,2	45
Acer campestre	11. VI.	243,2	66,6	53,7	130,5	40
Salix pentandra × fragilis	11. VI.	182,3	65,4	49,3	90,0	20
Populus canadensis	14. VI.	223,5	59,8	41,8	93,5	25
Populus candicans	14. VI.	330,7	60,8	49,4	163,2	20
Platanus occidentalis	18. VI.	284,3	62,1	48,9	139,0	20
Fraxinus excelsior	18. VI.	182,4	61,7	47,9	87,5	50
Aesculus hippocastanum	19. VI.	225,0	60,3	42,7	126,0	40
Sorbus aucuparia	19. VI.	175,6	57,7	33,6	59,0	20
Prunus insititia	20. VI.	162,7	61,7	38,1	62,0	40
Pirus malus	20. VI.	178,3	64,7	44,9	73,1	60
Rosa rugosa	22. VI.	162,1	66,5	45,9	74,5	35
Alnus incana	22. VI.	182,3	67,7	50,0	91,2	25
Corylus avellana	22. VI.	202,3	66,4	50,0	110,5	20
Quercus rubra	23. VI.	224,3	85,0	56,9	110,9	70
Quercus macrocarpa	23. VI.	194,5	72,1	57,7	112,2	70
Hedera helix	9. VII.	209,4	54,8	53,2	161,4	65
Aucuba japonica	9. VII.	265,3	56,5	60,1	159,4	60
Ilex aquifolium	9. VII.	163,4	59,8	55,0	89,9	55
Pinus silvestris	5. VII.	142,3	64,4	39,3	55,6	30
Abies Nordmanniana	24. VI.	202,3	65,5	43,4	88,0	20
Taxus baccata	6. VII.	190,6	64,5	47,2	90,0	20
Pinus montana	24. VI.	160,6	—	—	—	—
Pinus nigra	30. VI.	205,3	57,9	37,4	76,7	10
Larix europaea	30. VI.	182,4	68,8	58,7	94,4	10
Cedrus Libani	30. VI.	175,3	66,1	52,3	91,8	15
Ginkgo biloba	2. VII.	144,5	69,7	54,1	105,3	30
Cryptomeria japonica	2. VII.	172,4	62,7	41,0	70,4	20
Biota orientalis	3. VII.	169,0	64,8	44,0	74,4	15
Chamaecyparis Lawsoniana	3. VII.	175,2	67,7	49,3	86,5	10
Cunninghamia sinensis	19. VII.	175,2	60,0	37,1	110,3	0

bedeutend sein, da die Wasserkapazität an verschiedenen Tagen nur wenig verschieden ist.

Die so gewonnenen Zahlen des letalen Wasserdefizits (Spalte 13) sind etwa 5- bis 8mal so hoch wie die Werte des natürlichen Wasserdefizits, d. h. die Blätter sterben erst dann durch Vertrocknung ab, wenn sie 5—8mal, im Mittel aller Proben 7mal, so viel Wasser verloren haben, wie ihnen bei gewöhnlicher Vegetation am Vormittag gegenüber der Wassersättigung fehlt. Wie aus Spalte 4 und 11 zu ersehen ist, tritt der Vertrocknungstod erst dann ein, wenn der Wassergehalt WL auf ½ bis ⅓, im Mittel aller Proben auf $\frac{1}{2{,}4} = 0{,}41$ des Wassergehaltes bei voller

Wassersättigung gesunken ist. Ein solcher Wasserverlust konnte aber nach den Tabellen auch bei ausgesprochener Dürre nicht annähernd festgestellt werden, vielmehr erwies sich der Wassergehalt der Blätter als fast unabhängig vom Wetter.

Aus solchen Tatsachen ist zu schließen, daß reiner Austrocknungstod von Baumblättern in unserem Klima nur ganz ausnahmsweise vorkommen kann. Manche Dürreschäden können auch auf Nebenwirkungen des Wassermangels beruhen. Bei Wassermangel schließen sich die Spaltöffnungen, wodurch die Assimilation verringert wird. Dagegen geht die Dissimilation bei hohen Temperaturen noch rascher vor sich (Iljin, 1930, 171; 1933, 388). In der Regel werden die Baumblätter bei Dürre durch eine Trennungsschicht abgeworfen, bevor es zum Vertrocknungstod kommt.

Weitere Angaben darüber, wieviel Wasserverlust von verschiedenen Laub- und Nadelblättern vertragen werden, sind in der nachstehenden Tabelle 5 verzeichnet.

Die Nadeln enthalten, wie Schröder (1909) und Stefanoff (1931) nachgewiesen haben, durchschnittlich weniger Wasser als die Laubblätter, können aber noch bei größerem Wasserverlust weiterbestehen (Schröder, 1909).

Der Trockentod tritt nach dieser Tabelle in der Regel dann ein, wenn der Wassergehalt auf $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ des Trockengewichtes gesunken ist.

b) Im Winter.

In welcher Weise sich die Blätter im Winter anders verhalten als im Sommer, zeigt folgende Tabelle 6.

Tabelle 6.

Wassergehalt der Blätter bei frischem Zustand und an der letalen Grenze in % des Trockengewichtes. Im Winter und im Sommer.

Pflanzenarten	Sommer				Winter			
	Datum 1934	$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	% tot	Datum 1935	$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	% tot
Picea excelsa ...	5. VII.	155,3	55,0	40	19. II.	121,2	26,0	0
Pinus silvestris ..	5. VII.	142,3	55,6	30	22. II.	125,7	34,8	25
Pinus strobus ...	6. VII.	154,0	69,8	30	22. II.	135,7	40,7	35
Taxus baccata ..	6. VII.	190,6	90,0	65	23. II.	180,3	82,3	0
Pinus montana ..	24. VI.	160,6	—	—	24. II.	122,0	12,4	20
Hedera helix	9. VII.	209,4	111,4	65	2. III.	187,3	70,2	20
Aucuba japonica.	9. VII.	265,3	159,4	60	2. IV.	192,3	65,9	50
Ilex aquifolium .	9. VII.	163,4	89,9	35	2. III	127,3	46,7	20

Bei derselben Pflanze ist also der natürliche Wassergehalt des Blattes im Verhältnis zum Trockengewicht im Winter geringer als im Sommer.

Dagegen ist die Dürreresistenz im Winter viel stärker. Man kann wohl mit Walter (1931) sagen, daß die Fichten im Winter besser geschützt sind als die Kiefern, während dies im Sommer gerade umgekehrt ist. Normalerweise leben die Nadelbäume im Winter sehr sparsam. Wasseraufnahme und -abgabe stehen in der Regel im Ausgleich. Es ist von Bedeutung, daß die Nadeln im Sommer nicht nur mehr Wasser enthalten als im Winter (Stefanoff, 1931), sondern auch die Wasserleitung günstiger ist. Deshalb kann die Verdunstung im Sommer sehr stark sein, ohne die Nadeln zu gefährden. Nach der Iwanowschen (1924) Berechnung kann die Verdunstung der Nadeln im Sommer sogar 300mal so groß sein wie im Winter. Erst wenn die Pflanze besonderer Gründe halber unter ungünstigeren Wasseraufnahme- und Leitungsverhältnissen lebt, besteht durch intensive Verdunstung für die Nadeln eine Gefahr.

Bemerkenswert ist noch, daß die Bergkiefern einen sehr starken Austrocknungsgrad vertragen können, was in Anbetracht ihrer besonderen Standortsbedingungen namentlich im Alpengebiet wichtig ist. Gewiß ist aber auch ihre kleine, aber kräftige Gestalt ein wesentlicher Schutz.

Von den immergrünen Laubblättern wurden drei Pflanzenarten, und zwar *Hedera*, *Ilex* und *Aucuba*, geprüft. Über den Wasserhaushalt und das osmotische Vermögen dieser Pflanzen liegt eine große Reihe von Untersuchungen vor (Maximov-Yapp, 1929; Seybold, 1929—1930; Steiner, 1933, und Pittius, 1935). Der Wassergehalt ist sowohl im Sommer als auch im Winter bei diesen Pflanzen höher als bei den Nadelhölzern. Sie sind wohl im Winter gegen Trockenheit gut gesichert, aber im großen und ganzen doch weniger als die Nadelhölzer. Nach Seybold (1929) ist die Verdunstung bei diesen Pflanzen nicht stark; Maximov (1931) behauptet, daß diese Pflanzen deshalb auf der russischen Steppe nicht vorkommen, weil sie nicht xerophytisch sind, d. h. weil sie zu Zeiten größerer Trockenheit keinen Wasserverlust ertragen können. Nach hier dargelegten Untersuchungen kann ich dieser Meinung zustimmen.

6. Vergleich der Dürreresistenz verschiedener Blätter derselben Pflanzen.

a) Sonnen- und Schattenblätter.

Aus folgender Tabelle ist zu entnehmen, daß Sonnenblätter viel stärkere Austrocknung vertragen als Schattenblätter, und zwar ist dies bei den Schattholzarten, z. B. der Buche, besonders ausgeprägt. Eichenblätter sind in beiden Fällen derb; es ist bei diesen somit der Unterschied nicht so deutlich, doch war aus der Verfärbung der Blattinterkostalfelder und -ränder ein Unterschied zu erkennen. Weitere Nachweise wären sehr erwünscht. Nebenbei ergibt sich, daß Sonnenblätter im Ver-

hältnis zu ihrer Trockensubstanz wasserärmer sind als Schattenblätter, offenbar nur deshalb, weil die Sonnenblätter wegen ihres derberen Baues substanzreicher sind.

Tabelle 7.

Dürreresistenz der Sonnenblätter (S) und Schattenblätter (Sch). Wassergehalt bei frischem Zustand (WG) und an der letalen Grenze (WL) in % des Trockengewichtes (TG). 18. VI. 1935.

Pflanzenarten	Exposition	$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	% tot bei WL
Fagus silvatica	S	143,4	61,7	40
	Sch	189,5	110,7	100
Quercus pedunculata.	S	185,3	87,2	20
	Sch	195,2	90,5	60
Betula verrucosa.....	S	176,2	87,5	0
	Sch	182,3	83,5	40
Tilia grandifolia	S	190,3	89,0	20
	Sch	205,4	92,5	50

b) Blätter am Gipfel und an tiefer angesetzten Zweigen.

Versuche mit Blättern am Gipfel und darunterliegenden, gegen die Sonne gerichteten Zweigen wurden gleichzeitig ausgeführt und ergaben folgendes:

Tabelle 8.

Dürreresistenz der Blätter am Gipfel (G) und an tiefersitzenden Zweigen (u). Wassergehalt bei frischem Zustand (WG) und an der letalen Grenze (WL)in % des Trockengewichtes. 1935.

Pflanzenarten	Datum	Insertionshöhe	$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	% tot bei WL
Fagus silvatica	18. VII.	G	135,2	41,1	20
		u	143,4	61,7	40
Populus canadensis	19. VII.	G	210,5	100,0	25
		u	223,4	95,5	75
Quercus pedunculata....	18. VII.	G	176,4	75,8	20
		u	185,3	87,1	40
Tilia grandifolia	18. VII.	G	187,6	91,8	16
		u	190,3	89,0	40
Aesculus hippocastanum.	19. VII.	G	240,3	132,4	25
		u	245,6	133,8	50

Die oberen Blätter haben einen geringeren Wassergehalt und vertragen die Austrocknung besser. Huber (1923, 1931) fand, daß der Gipfel unter sonst gleichen Umständen weniger Wasser abgibt. Der Gipfel ist xerophytisch.

Mein Ergebnis weist auch hinsichtlich der Dürreresistenz auf xerophytischen Charakter der Gipfelblätter wie auch der Sonnenblätter hin.

7. Einfluß der Austrocknungsgeschwindigkeit.

Schröder (1909) schrieb, „daß zwischen dem Absterben und der Geschwindigkeit der Wasserabgabe kaum eine Beziehung besteht. Es vertragen zwar in vielen Fällen die langsam welkenden Blätter auch einen hohen Wasserverlust, aber beispielsweise widerspricht Impatiens dem vollständig". Pfeffer (1904, S. 323) und Iljin haben wiederholt ausgeführt, daß die Pflanze um so mehr beschädigt wird, je schneller der Wasserentzug vor sich geht. Darüber habe ich einige Beobachtungen angestellt (Tabelle 9). Außerdem wurde der folgende größere Versuch ausgeführt (Tabelle 10).

Tabelle 9.

Einfluß der Austrocknungsgeschwindigkeit. Wintertriebe von einjährigen Zweigen von Laubhölzern. 1934.

Pflanzenarten	Versuchsdauer	$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	% tot
Salix pentandra × fragilis ...	20.—30. I.	119,1	33,9	25
	20. I.—2. II.	118,3	22,6	20
Ulmus montana	1. II.—5. II.	130,1	43,0	90
	1. II.—9. II.	120,3	18,3	50

Tabelle 10.

Einfluß der Austrocknungsgeschwindigkeit. Sommer-Laubblatt im Glashaus (G), im Zimmer (Z) und im Keller (K).

Pflanzenarten	Beginn des Versuchs		$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	% tot bei WL
Fagus silvatica	20. VII. 34	G	143,9	71,8	25
		Z	135,9	55,3	25
		K	155,2	55,2	25
Quercus pedunculata.	20. VII. 34	G	179,5	88,2	40
		Z	185,2	85,0	40
		K	181,2	79,4	20
Populus canadensis ..	20. VII. 34	G	213,4	89,8	40
		Z	225,6	97,8	20
		K	216,8	91,1	20
Betula verrucosa.....	22. VII. 34	G	176,5	78,2	55
		Z	179,3	80,0	40
		K	169,4	63,8	20
Tilia grandifolia	21. VII. 34	G	192,3	85,6	60
		Z	187,9	80,1	60
		K	196,5	73,7	60

Winternackttriebe wurden in zwei Zimmern ausgelegt, und zwar eine Gruppe zwischen Winterfenstern, eine andere in einem Kühlraum. Der Temperaturunterschied betrug ungefähr 3—5°. Einige Tage nach Versuchsbeginn konnte bereits der weitere Verlauf beurteilt werden. Die Weidentriebe sind einfach von unten her ausgetrocknet, bei den Ulmen kamen noch Schrumpfung und Verfärbung dazu. Die Ulmentriebe vertrockneten rascher als die Weiden und der Schaden war auch größer. Die Ergebnisse bestätigen, daß rasche Austrocknung schädlicher wirkt als langsame.

Was die Sommerblätter anbelangt, hatte ich fünf Proben gemacht. Von jeder Pflanze wurden je drei Exemplare in einem sehr warmen, trockenen Glashaus (G), im Zimmer (Z) und im Keller (K) vor dem Fenster untergebracht. Die Temperatur war ziemlich hoch, die Verdunstung ging sehr rasch vor sich. Die Versuche im Gewächshaus wurden nur auf einige Stunden ausgedehnt, die im Keller höchstens bis über Nacht.

Bei Buche und Linde ist bei gleichen Absterbeprozenten die Verschiedenheit des Wasserverlustes bemerkenswert. Diejenigen Versuche, die im Keller ausgeführt wurden, vertrugen bei langsamerer Verdunstung auch höheren Wasserverlust. Dies gilt ebenfalls für Eiche, Pappel und Birke (s. Tabelle 11).

Ich habe weiter mit einigen mit Wasser angefeuchteten Blättern Versuche angestellt. Nach der Benetzung wurden dieselben je in zwei Gruppen behandelt; die einen wurden im Zimmer ausgelegt, die anderen direkt in die Sonne.

Die Ergebnisse sind folgende:

Tabelle 11.

Einflußbeschleunigter Austrocknung. Im Zimmer (Z) und an der Sonne (S). 17. VII. 1934.

Pflanzenarten		$\frac{WG}{TG}$ %	$\frac{WL}{TG}$ %	% tot bei WL
Fagus silvatica	S	152,3	72,6	20
	Z	155,6	60,8	20
Quercus sessiliflora	S	203,4	87,0	60
	Z	201,2	88,1	25
Populus canadensis	S	225,7	98,6	75
	Z	226,2	95,3	25

Die an der Sonne ausgelegten Blätter verdunsteten selbstverständlich schneller, und der Schaden war auch entsprechend größer. Bei Buchen

war der Unterschied viel auffallender als bei den anderen Holzarten. Nach der Benetzung und starken Besonnung öffnen sich die zuerst geschlossenen Spaltöffnungen wieder und eine starke Transpiration setzt ein (Iljin, 1932). Infolgedessen welken die Blätter sehr rasch und sterben ab.

8. Einfluß der wiederholten Austrocknung und Anfeuchtung.

Nach Tumanov (1927) sind periodisch gewelkte Sonnenblumen bedeutend widerstandsfähiger gegen die Dürre als die fortlaufend ausgetrockneten. Wie sich die Holzpflanzen gegen wiederholte periodische Austrocknung und Wiederanfeuchtung verhalten, ist meines Wissens unbekannt.

Von einigen Holzarten (Birke, Buche, Kiefer und Fichte) wurden je über 20 Triebe zur Untersuchung herangezogen. Es war darauf zu achten, daß die Pflanzen, besonders nach stärkerer Austrocknung, vorsichtig behandelt wurden, da sonst das Ergebnis unerwartet durch irgendwelche Verletzungen beeinträchtigt werden konnte.

Wegen methodischer Schwierigkeiten waren viele Faktoren trotz aller Bemühungen noch nicht einwandfrei auszuschalten. Außerdem spielen auch die Geschwindigkeit der Austrocknung und die Verschiedenheit des Wassergehalts bei verschiedenen Trieben eine Rolle.

Nach mehrwöchigen Untersuchungen mit genauen Aufzeichnungen habe ich jedoch den Eindruck gewonnen, daß die langsam und wenig ausgetrockneten Triebe, denen wiederholt langsam Wasser zugeführt wird, tatsächlich bei einer darauf einsetzenden stärkeren Austrocknung ein höheres Wasserdefizit vertragen, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen. Wenn die Pflanzentriebe anfangs wenig Wasser verlieren, kann das wieder zugegebene Wasser besser aufgenommen werden, jedoch nimmt die Wasserkapazität allmählich ab. Wahrscheinlich rührt das davon her, daß die Wasserfäden in den Holzbahnen beim Abtrocknen der Zweige (besonders bei Laubhölzern) abgerissen werden. Die gleiche Erscheinung hat Zeidler (1932) bei Fichten beobachten können und Oppenheimer (1932, II) unterscheidet ein natürliches und ein subletales Wassersättigungsdefizit. Wenn die Triebe langsam fortlaufend austrocknen, können sie einen ziemlich hohen Wasserverlust ertragen. Schlimm wirkt es sich nur dann aus, wenn den schon stark ausgetrockneten, aber noch lebenden Trieben wieder plötzlich Wasser zugeführt wird. In diesem Falle kann die Wasserzugabe die ausgetrockneten Pflanzenteile nicht mehr retten. Im Gegenteil, sie übt nur Schaden aus. Die Pflanzen gehen rascher zugrunde, als wenn die Wasserzugabe unterbleibt.

II. Wassergehalt und Saugkräfte.

A. Bisherige Erkenntnisse.

Renner (1915) verdanken wir die erste erschöpfende Darstellung der Theorie der Saugkräfte. Hier finden wir physikalisch und physiologisch abgeleitet, in welcher Weise die bei der Wasserbewegung in der Pflanze tätigen Kräfte: mechanischer Druck, osmotischer Druck, Dampfdruck (Dampfspannung) zusammenhängen und sich vertreten können. Auf der gleichen theoretischen Grundlage hat dann Ursprung seine Methoden über Saugkraftbestimmung mit Erfolg ausgebaut.

Eine Zelle, die gerade soviel Wasser enthält, daß ihre Wand völlig entspannt, also weder gedehnt, noch geschrumpft ist, entwickelt eine Saugkraft (Sz), die gerade dem osmotischen Wert (0) = der Saugkraft ihres Inhaltes (Si) entspricht; in diesem Fall ist also Sz = Si (= 0).

Nimmt diese Zelle weiter Wasser auf, so dehnt sie sich elastisch aus (kommt in Turgor); dadurch wird auf den Zellinhalt ein Gegendruck, der Wanddruck (W) ausgeübt, unter dem wir auch einen etwaigen Druck umliegender Gewebeteile, den Außendruck (A) einbegreifen können. Um diesen Betrag verringert sich die Saugkraft der Zelle; es ist dann Sz = Si — W.

In einer turgiden Zelle ist also Sz immer kleiner als Si. Bei völlig unterdrückter Verdunstung ist zu erwarten, daß die Zelle durch fortgesetzte Wasseraufnahme schließlich einen Grad der Wassersättigung und Turgordehnung erreicht, bei welchem sie bei gleichbleibender osmotischer Saugkraft des Inhaltes (Si) weiteres Wasser nicht mehr aufnehmen kann, weil der Wanddruck W = Si geworden ist. In diesem Fall müßte Sz = 0 sein.

Nun konnte aber bei den ausgedehnten Untersuchungen zahlreicher Forscher (Ursprung bei Wasserpflanzen, Malin bei Koniferen 1932, Gehler bei Angiospermen 1930) bisher noch kein Fall festgestellt werden, in welchem dieser theoretische Gleichgewichtszustand wirklich erreicht worden wäre. Immer fand sich, daß Sz noch eine gewisse positive Größe hatte. Somit sind wir bei der ersten Frage angelangt, mit der sich die vorliegende Arbeit beschäftigen wird.

Wenn die Zelle im Zustand völliger Entspannung mehr Wasser abgibt, als sie aufnimmt, so schwindet ihr Volumen — sie schrumpft. Zarte Zellwände werden dabei schließlich Falten schlagen; die Zelle „schrumpfelt". Ihr Inhalt konzentriert sich und ihr osmotischer Wert steigt. In der ersten Zeit der Saugkraftforschungen nahm man an, daß in diesem Zustand Sz = Si wegen des ausgeschalteten Wanddruckes sei. Ursprung stand noch längere Zeit auf dieser Annahme. In seiner Formel Sz = Si — W nimmt er für W immer eine positive Druckkraft an und folgert theoretisch daraus, daß Sz immer kleiner als Si oder höchstens gleich Si sei. Dagegen bekommt er praktisch mit seiner Methode den Wert Sz immer höher als den mit der kryoskopischen Methode ermittelten Si. Besonders auffallend ist die Wertdifferenz bei Koniferen. So erhielt er beispielsweise bei Fichten und Kiefern im Winter mittels der Hebelmethode über 70 Atm. (Sz) und meint, daß der Si-Wert eigentlich noch größer sein müßte.

Usprungs Schüler Malin (1932) hat mit Hebel- und Hartlaubmethode Versuche angestellt. Als Mittelwert der Sz für Kiefern ergab sich bei Malin 35 Atm., für Fichten 37, während Höchstwerte von 62 Atm. für Kiefern, von 77 für Fichten erzielt worden waren. Dagegen beträgt der von Walter mit der kryospokischen

Methode ermittelte höchste Si-Wert für Kiefern nur 24,6 für Fichten 33,8 Atm. Thren (1933, 460) erzielte auch niederere Werte.

Solche Befunde wurden meist mit methodischen Fehlern (Ursprung und Blum 1930, Oppenheimer 1930, II, 1932, I, 1933, Pringsheim 1931, II, 793, Pisek und Cartillieri 1932, I, 229) zu erklären versucht. Walter (1930, 78/80, 1931, II, 1933, I, 640, 1935) vertritt die Ansicht, daß man mit Ursprungs Saugkraftmethode stets viel zu große Werte erhält, die seiner Meinung nach dem Tatbestand nicht entsprechen. Die Zellsaugkraft sei in der Natur durch Si begrenzt. Dixon (1930) hat die Richtigkeit der Bestrebungen Ursprungs anerkannt, die seiner Meinung nach lediglich verbessert werden müßten.

Zum Teil rechnet man aber auch damit, daß auch die geschrumpfte und geschrumpfelte Zellwand eine elastische Kraft, und zwar eine Zugkraft oder Saugkraft entwickelt, die sich zur Saugkraft des Zellinhaltes addiert, (Holle, S. 121, Gehler 1930, Pringsheim 1931, I).

Die Frage ist also noch nicht geklärt, auch ist der Tatsachenstoff noch zu spärlich. Die folgenden Untersuchungen, die sich mit diesen und ähnlichen Fragen befassen, dürften zur Klärung beitragen.

B. Methodik.

1. Kryoskopische Methode.

Bestimmungen der Gefrierpunktserniedrigung zur Ermittlung der osmotischen Zellsaftkonzentration und -Saugkraft wurden nach den Vorschriften von Walter (1931, II) und Pfeiffer ausgeführt.

2. Hygroskopische Verfahren.

Die Messung der Saugkraft durch Bestimmung des Dampfdruckes, die „hygroskopische Methode" wurde zum erstenmal 1915 von Renner angewandt. Sie ist auch auf lebendes Gewebe anwendbar, dessen Saugkraft auf kryoskopischem Wege nicht zuverlässig bestimmt werden kann und hat auch große Vorzüge vor der „plasmolytischen" Methode, die auf Volumveränderungen von lebendem Gewebe in Lösungen mit bekannter Saugkraft beruht, und von mehreren Autoren abgelehnt wird (Dixon, 1930; Oppenheimer, 1930, II; 1932, II, 1933; Pisek und Cartellieri, 1932, I; Pringsheim, 1931, II; Walter).

Für die technische Ausführung der Dampfdruckbestimmung wurden von den Autoren verschiedene Verfahren angewandt (Renner, Gradmann, Ursprung und Blum). Ich bediente mich vorwiegend, später ausschließlich der „Kapillarmethode" von Ursprung und Blum (1930), auf deren Beschreibung verwiesen sei.

Die Nadelblätter wurden der Länge nach in zwei oder mehrere Stücke geteilt, die Laubblätter zuerst schichtweise aufeinandergelegt, und hierauf mit einem Korkbohrer Scheiben mit 16 mm Durchmesser ausgestochen, daß sie also den 17 mm weiten Glasring der Van-Tieghem-

Zelle fast vollständig ausfüllten. Dabei wurde berücksichtigt, daß Hauptnerven und nach Möglichkeit auch stärkere Seitennerven nicht einbezogen wurden. Auf diesen Umstand wurde besonderes Gewicht gelegt, weil bekanntlich die Nerven zur Erniedrigung des osmotischen Wertes beitragen. Andere Materialien, z. B. Rinden, Knospen und Blumenblätter wurden je nach ihrer Beschaffenheit so zugerichtet, daß sie die Van-Tieghem-Zelle möglichst vollständig ausfüllten.

Die auf Objektträger gekitteten Van-Tieghem-Zellen wurden, nachdem sie in dieser Weise mit dem zu prüfenden Material möglichst dicht beschickt waren, sofort mit einem Deckglas belegt und in Watte gehüllt. Gleichzeitig wurden die mit verschieden starken Zuckerlösungen gefüllten Kapillaren mit Klebwachs auf einem zweiten Deckglas befestigt, und dieses möglichst rasch gegen das vorläufig verwendete Deckglas ausgewechselt, so daß der Dampfgehalt, der sich inzwischen in der Zelle entwickelt hatte, möglichst unverändert blieb. Je höher die zur Befestigung verwandte Klebwachsschicht aufgetragen wird, je weiter also die Kapillaren von der Oberfläche entfernt sind, um so sicherer ist das Ergebnis. Während Ursprung und Blum den ganzen Apparat zur Erzielung einer gleichmäßigen Temperatur im Laufe der Versuchsdauer in Wasser hielten, zog ich die bequemere Umhüllung mit Watte vor.

Die Kapillaren sind in einer durchschnittlichen Länge von 6—8 mm aus Jenaer Geräteglas hergestellt. Die benützten Kapillaren wurden mit Reinigungsgemisch (Schwefelsäure + Kaliumbichromatlösung) gekocht und mit Wasser nachgespült, wobei für möglichst rasches Trocknen gesorgt wurde.

Die verschieden starken Zuckerlösungen wurden durch Verdünnung der Stammlösung hergestellt. Um eine Zersetzung der Lösung zu vermeiden, wurde stets Thmyol zugesetzt, wodurch nach Thren (1933) und Gradmann (1934) die osmotische Wirkung nicht beeinflußt wird.

Die Lösungen wurden in Glasfläschchen mit eingeschliffenem Stöpsel und mit geschliffener Haube aufbewahrt und je nach Bedarf in Petrischalen gegeben, von wo aus die Kapillaren mit den verschiedenen Lösungen gefüllt wurden. Durch Absaugen mit Fließpapier wurden die Lösungen bis auf eine bestimmte, genau einzuhaltende Länge gebracht.

Nach einer bestimmten Zeit kann die Saugkraft an der veränderten Lösungsfadenlänge abgelesen werden. Die Zeitspanne betrug bei Ursprung und Blum für Bodenproben 3—6 Stunden. Die Dauer bei meinen Untersuchungen mit lebendem Material schwankte zwischen 3 und 6 Stunden, mit Boden und mit getötetem Pflanzenmaterial mußte stets bis über Nacht gewartet werden, da erst nach dieser Zeit ein genügender Ausschlag festzustellen war.

Die Veränderung der Fadenlänge wurde bei auffallendem Licht mit Zeiss-Objektiv a_2 Ok. I (Leitz) gemessen und in Teilstrichen des hundertteiligen Okular-Stufenmikrometers ausgedrückt.

Bei dieser Methode ergibt sich die Schwierigkeit, daß in einer Van-Tieghem-Zelle meist nur etwa sechs Röhrchen bequem unterzubringen sind. Wenn die Lage der

Saugkraft der zu prüfenden Substanz nicht genügend bekannt ist, kann es deshalb vorkommen, daß die Höhe der Saugkraft außerhalb der in den Kapillaren enthaltenen Konzentrationen liegt. In diesem Falle müssen die Proben mit verschiedenem Lösungsbereich gleichzeitig angesetzt werden, z. B. in Tabelle 12 bei Probe A. Sechs Kapillaren mit Konzentration von 0,25—0,50 Mol., bei Probe B mit Konzentration von 0,40 bis 0,65 Mol., jede dieser Proben in doppelter Ausführung.

Tabelle 12.

Bestimmung des Saugkraftwertes mit der Kapillarmethode. 25. VI. 1934. Messung I: 10 Uhr 30, Messung II: 15 Uhr 30.

Mol. der Rohrzuckerlösung	Frische Buchenblattscheiben								0,40 Mol. Rohrzuckerlösung	
	A				B					
	I		II		I		II			
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
0,25	10,2	9,4	10,2	9,4	—	—	—	—	—	—
0,30	11,2	10,6	11,0	10,4	—	—	—	—	12,0	11,4
0,35	10,8	10,5	11,3	11,0	—	—	—	—	12,2	11,8
0,40	11,0	10,9	9,8	9,7	8,7	8,5	9,6	9,4	11,3	11,2
0,45	10,4	10,4	9,6	9,7	9,3	9,3	9,5	9,5	10,4	10,5
0,50	9,7	9,8	9,4	9,6	10,2	10,4	9,7	9,8	10,7	11,0
0,55	—	—	—	—	9,3	9,6	9,1	9,4	10,9	11,3
0,60	—	—	—	—	9,5	9,9	10,2	10,7	—	—
0,65	—	—	—	—	8,7	9,3	10,5	10,4	—	—

Als Kontrolle (Ursprung und Blum 1930) wurde bei jeder Bestimmung eine mit Zuckerlösung von bestimmter Konzentration gefüllte Van-Tieghem-Zelle eingeschaltet, z. B. in diesem Fall 0,4 Mol. Für jede Saugkraftbestimmung sind deshalb fünf Van-Tieghem-Zellen mit je sechs Kapillaren notwendig.

Die mit der gleichen Konzentration gefüllten Kapillaren müßten mit dieser Kontrollösung Gleichgewicht anzeigen und die Länge des Flüssigkeitsfadens dürfte sich weder verkürzen noch verlängern. Wenn trotzdem eine Veränderung eintritt, so liegt ein Versuchsfehler vor, der auch bei den übrigen Proben berücksichtigt werden sollte. Hatte sich z. B. in Tabelle 12 bei der Kontrollprobe mit 0,40 Mol. Bodenlösung der Lösungsfaden in der mit der gleichen Lösung gefüllten Kapillare um einen Teilstrich, also von 11,3 auf 11,2 verkürzt, so werden auch bei den übrigen Proben die Lösungsfäden rechnerisch um den gleichen Betrag verringert (Fehlerquelle s. unten!).

Daraus ergibt sich z. B. in Tabelle 12 folgende Berechnung: Ohne Korrektur liegt die Saugkraft der Blattprobe bei 0,45. Nach der Korrektur liegt sie bei Probe A bei 0,40, bei Probe B zwischen 0,40 und 0,45, also bei 0,425. Das Mittel aus beiden Resultaten — nämlich 0,4125 — ergibt den korrigierten Wert etwa 11,50 Atm. (Walter 1931, II, Tabelle.)

3. Vergleich der Methoden zur Saugkraftbestimmung.

Einige vergleichende Vorversuche mit verschiedenen Abänderungen der hygroskopischen Methode sind in Tabelle 13 und 14 dargestellt.

Tabelle 13.

Vergleichender Versuch der Saugkräfte von Fichtennadeln eines Christbaumes nach verschiedenen hygroskopischen Methoden mit Rohrzuckerlösung. In Atm. 8. I. 1934.

	Kapillarmethode	Exsikkator	Hygrometer nach Gradmann
Frische Nadeln	32,1	33,8	34,6
77% des FG	104,5	104,0	110,3

Tabelle 14.

Vergleichende Untersuchung der in Wasser oder zwischen Watteschichten gesetzten Van-Tieghem-Zelle zur Bestimmung des osmotischen Wertes bei geteilten Pflanzenblättern (bzw. Nadeln) mit der Kapillarmethode. 1934.

Pflanzenarten	Datum: 1934	unter Wasser, Atm.	zwischen Watte, Atm.
Picea excelsa, frisch.....	30. V.	14,31	14,96
Fagus silvatica, frisch	30. V.	12,42	12,06

Da durch die osmotische Wirkung, von der die Saugkraft des Zellinhaltes (Si) und der osmotische Druck derselben abhängt, sowohl der Gefrierpunkt, wie der Dampfdruck (Dampfspannung) eindeutig bestimmt sind, kann Si sowohl hygroskopisch als auch kryoskopisch gemessen werden (Renner 1933, I).

Tabelle 15.

Vorversuch mit lebenden und getöteten Blättern nach verschiedenen Verfahren. Die Saugkraft und der osmotische Wert in Atm.

Pflanzenarten	Datum 1934	Zustand des Blattes	lebend	Getötet			
				Äther ungepreßt	Hitze ungepreßt	Hitze gepreßt Preßkuch.	Hitze gepreßt Preßsaft
			Kap. Meth.	Kap. M.	Kap. M.	Kap. M.	Kryosk. M.
Populus candicans ..	18. V.	gesättigt	6,7	11,1	12,6	11,4	11,6
		frisch	14,31	–	15,2	–	–
		82% FG.	25,6	—	22,2	—	—
Platanus occidentalis	17. V.	gesättigt	9,58	12,5	13,2	12,1	12,9
		frisch	17,77	17,77	18,71	—	18,93
		79,5% FG.	39,7	24.49	—	–	25,36
Picea excelsa	14. III.	gesättigt	11,76	—	—	13,31	—
		frisch	18,72	—	18,12	16,75	16,71
		78,8% FG.	10,45	—	43,1	39,5	—

Die zur Untersuchung des Preßsaftes von mir unternommenen Vergleichsversuche mit der Kapillar- und Kryoskopmethode haben ebenfalls in beiden Fällen gut übereinstimmende Werte ergeben (Tabelle 16).

Tabelle 16.

Blatt-Preßsaftuntersuchungen mit Kapillarmethode und kryoskopischer Methode. Si in Atm.

Pflanzenarten	Datum 1934	Zustand des Materials	Kapillar-Methode in Atm.	Kryosk. Methode in Atm.
Picea excelsa, Sonnenseite	5. VII.	frisch	18,24	18,12
		68,97 %FG.	27,79	28,40
Fagus silvatica, Sonnenseite	9. VI.	frisch	17,70	17,74
		66,8% FG.	25,93	26,04
Picea excelsa, Sonnenseite	6. VII.	frisch	21,89	22,00
		66,2% FG.	39,80	39,60

Pisek und Cartellieri (1932, I) bestätigen die Angabe von Walter, daß die im Preßkuchen zurückgebliebene osmotisch wirksame Substanz kryoskopisch den gleichen Ausschlag ergibt wie der Preßsaft.

Das Gleiche ergab eine von mir ausgeführte hygroskopische Bestimmung mit der Kapillarmethode (Tabelle 17).

Tabelle 17.

Osmotischer Wert von durch Erhitzen getötetem Material und dem daraus genommenen Preßsaft und Preßkuchen. In Atm. Kapillarmethode.

Pflanzenarten	Organe	Zustand	ungepreßt in Atm.	Preßsaft in Atm.	Preßkuch. in Atm.
Picea excelsa	Blatt	frisch	15,25	15,92	15,75
	„	72% FG.	25,90	26,34	26,37
	Rinde	frisch	11,92	12,13	12,24
Fagus silvatica	Blatt	frisch	17,23	17,63	17,85
	„	80,2% FG.	22,80	22,32	23,04
Platanus occidentalis ..	Blatt	frisch	17,12	16,25	16,82
	„	79,6% FG.	19,25	19,72	19,64
Acer campestre	Blatt	frisch	13,50	12,90	12,90
	Rinde	frisch	10,80	9,90	10,24
Populus candicans	Blatt	frisch	15,25	15,92	15,75
	Rinde	frisch	11,92	12,13	12,24

Mit ungepreßtem Material wurden dieselben Ergebnisse erzielt (Tabelle 17). Selbstverständlich besteht bei gekochtem Pflanzenmaterial kein Wanddruck mehr. Bei diesem Versuch wurden aus durch Erhitzen getöteten Blättern mit dem Korkbohrer Proben ausgestochen und mit der Kapillarmethode geprüft.

Diese Feststellung ist besonders deshalb wichtig, weil sie zeigt, daß die Saugkraftbestimmung auch noch an stark ausgetrockneten Blättern möglich ist, aus denen selbst bei starkem Druck nicht genügend Preßsaft gewonnen werden kann.

4. Die Fehlerquellen.

a) Preßsaftuntersuchungen.

Bei den Preßsaftuntersuchungen entsteht ein grundsätzlicher Fehler durch Vermischung des Zellsaftes mit extrazellularen Säften. Da diese zumeist schwächer konzentriert sind als die Zellinhalte, werden die hygroskopisch und kryoskopisch bestimmten Werte leicht zu niedrig. Oppenheimer (1932) kommt auf Grund von Vergleichen mit kryoskopisch und plasmolytisch bestimmten Si-Werten von Blättern zu dem Schluß, daß die kryoskopischen Werte trotz dieser Fehlermöglichkeiten zuverlässig sind. Zwar fand er die plasmolytischen Si-Werte fast in allen Fällen etwas, meist aber nur um weniger als 1 Atm. höher als die kryoskopischen, er nimmt aber mit Recht an, daß die plasmolytischen Werte etwas zu hoch sind.

Vorsichtshalber müssen wir aber, so lange die Frage noch nicht vollkommen geklärt ist, für die hygroskopisch oder kryoskopisch bestimmten Si-Werte über die schon beschriebenen methodischen Fehlermöglichkeiten hinaus einen Spielraum lassen, und zwar nach oben, den ich bei den normalen Werten von etwa 12—18 Atm. im Anhalt an die bis jetzt vorliegenden vergleichenden Bestimmungen mit verschiedenen Verfahren und auf Grund überschlägiger Betrachtung des Mengenverhältnisses von intra- und extrazellularen Säften auf 1 Atm. schätze.

Mit diesem Vorbehalt können die gefundenen Si-Werte als summarische Saugkräfte aller Zellinhalte im gewogenen Mittel aller Blattzellen betrachtet werden. Nach den Ausführungen Oppenheimers (a. a. O.) scheinen die osmotischen Werte der einzelnen Zellen des gleichen Blattes im Gegensatz zu früheren Annahmen nur wenig verschieden zu sein.

b) Saugkraft lebender Gewebe.

Es frägt sich, ob das lebende Gewebe in unverletztem und verletztem Zustand einen verschiedenen Wert ergibt. Man nimmt an, daß die Atmung nach Verletzung des Gewebes beschleunigt ist und der osmotische Wert wahrscheinlich dadurch beeinflußt wird. Ursprung (1919) war der Meinung, daß eine Verletzung des Randes eine Beeinflussung des wirklichen osmotischen Wertes nur bis zu ½ mm bewirkt, während die übrige Fläche nicht davon in Mitleidenschaft gezogen wird. Man ist deshalb der Ansicht, daß bei einem Versuch mit relativ großen Flächen die Verletzung bis zu ½ mm für das Ergebnis als unwesentlich zu betrachten sei.

Meine für Klärung dieser Frage unternommenen Parallelversuche ergaben, daß eine Randbeschädigung der Blattscheiben die Saugkraft

nicht erheblich beeinflußt. Klein geschnittene und ungeteilte Blätter wiesen innerhalb der Fehlergrenzen gleiche Werte auf.

Tabelle 18.
Einfluß der Zerkleinerung von Blättern. Hygroskopische Bestimmung der Saugkraft in Atm.

Pflanzenarten	Datum 1934	Zustand des Materials	zerkleinert in Atm.	ungeteilt in Atm.
Picea excelsa	30. V.	frisch	14,31	14,86
		72% FG.	30,70	30,66
Cunninghamia sinensis ..	19. VII.	frisch	—	—
		60% FG.	63,60	64,20
Corylus colurna	23. VI.	frisch	19,61	20,22*)
		83% FG.	28,90	29,32
Fagus silvatica	9. VII.	frisch	19,24	19,24*)
		78,2% FG.	30,20	30,20

*) Große Nerven ausgenommen.

Daß auch der Lichtmangel während der Versuchsdauer bei Blättern die Saugkraft verändert, wie Ursprung vermutet, ist nach meinen Beobachtungen nicht anzunehmen. Es ist vielfach beobachtet worden, daß die Saugkraft der Pflanzenprobe in der Van-Tieghem-Zelle bis etwa 2 Tage konstant bleiben kann. Die Probe wurde nach der Messung wieder in Watte eingehüllt. Bei einer am nächsten Tage ausgeführten Messung fand man, daß eine Verlängerung bzw. Verkürzung der Lösungsfadenlängen weiter vor sich ging und derjenige Lösungsfaden, der ursprünglich nicht verändert war, auch unverändert blieb. Es versteht sich von selbst, daß in diesem Zustand weder Neubildung noch Ableitung osmotisch wirksamer Substanzen eintritt, weshalb die Saugkraft der Probe konstant bleiben kann. Voraussetzung ist allerdings, daß während des Versuches die Pflanze noch am Leben bleibt, denn, wenn die Zellen zu sterben beginnen, müssen sich auch ihre osmotischen Werte ändern.

Wie groß der mittlere Fehler ist, kann nach folgender Formel errechnet werden (Behrens, J., 1833, 34):

$$S = \sqrt{\frac{(a_1 - A)^2 + (a_2 - A)^2 + \ldots\ldots (an - A)^2}{n - 1}}$$

In dem Beispiel der Tabelle 12, bei dem die Saugkraftbestimmung durch die Kontrolle mit Zuckerlösung kontrolliert wurde, hat sich als Durchschnittswert 11,50 Atm. ergeben:

Proben	Atm.	a − A	(a − A)²	
a_1	11,11	− · 39	· 15	
a_2	11,11	− · 39	· 15	
b_1	11,90	+ · 40	· 16	$S = \sqrt{\frac{0{,}62}{4-1}} = 0{,}45$ Atm.
b_2	11,90	+ · 40	· 16	
A =	11,50		· 62	

d. h. während der mittlere Wert 11,50 Atm. ist, kann eine mittlere Abweichung von 0,45 Atm. eintreten, also eine halbe Atmosphäre. Wenn man für die genaue Bestimmung die Abstufung der Konzentration statt 0,5 Volumol 0,2 nimmt, wird die mittlere Abweichung bedeutend kleiner.

Mit der hygroskopischen Methode können in lebendem Zustand nur die Saugkräfte (Sz) der gesamten Blattmasse im ganzen, nicht aber die Saugkräfte der einzelnen Zellen und Gewebearten, Epidermis, Palisaden, Schwammparenchym, Gefäßbündel, bestimmt werden. Bei Wassermangel und Spaltenschluß sind die Außenwände der Epidermis am stärksten abgetrocknet und werden deshalb auch die größten Saugkräfte haben, und da wir weiter unten große Strömungswiderstände im Blatt feststellen werden, erscheint es wohl denkbar, daß die Saugkraftunterschiede zwischen äußeren und inneren Blatteilen während der Versuchszeit nicht ausgeglichen werden. Bei der Bestimmung der Sz würden dann zu hohe Werte gefunden, die für die Mesophyllzellen nicht gelten könnten.

Durch unseren Versuch in Tabelle 18 ist jedoch nachgewiesen, daß dieser theoretisch zweifellos berechtigte Einwand praktisch keine Bedeutung hat. Es ergab sich, daß zerkleinerte Blattproben, bei denen das innere Gewebe auf beträchtlicher Fläche bloßgelegt war und Wasserdampf an sich ziehen konnte, keine wesentlich anderen Saugkräfte entwickeln als unzerkleinerte Nadel- und Laubblattproben, die nur durch die Außenwand der Epidermis saugten. Außerdem wurde oben festgestellt, daß die Ergebnisse bei längerer Ausdehnung des Versuchs nicht anders ausfallen als bei nur 3—5stündiger Einwirkungszeit, woraus hervorgeht, daß sich etwaige Saugkraftunterschiede zwischen äußeren Zellwänden und dem Zellinnern früh genug ausgleichen.

Die mit der hygroskopischen Methode bestimmten Sz-Werte können daher als summarische Größen der Saugkräfte des ganzen Blattes, also als gewogenes Mittel der Sz aller Teile der verwendeten Blattproben betrachtet werden. Sie besagen, daß die lebenden Blätter mit der angegebenen Kraft Wasserdampf aus der Luft an sich ziehen und aus einer gebotenen Lösung auch flüssiges Wasser mit der gleichen Kraft an sich ziehen würden.

C. Eigene Ergebnisse.

1. Saugkräfte und Turgor der Blätter bei verschiedenem Wassergehalt.

a) Bei Überbilanz.

α) Saugkräfte.

Das Pflanzenmaterial wurde stets vor ½9 Uhr vormittags direkt von den Bäumen im Institutsgarten beschafft, und zwar an Regentagen, um möglichst prall mit Wasser gefülltes Untersuchungsmaterial zu haben.

In Anlehnung an die Gehlersche Methode zur Untersuchung der Überbilanz, nach welcher „in Wasser geschnittenes und in Wasser gelegtes Material verwandt wird", habe ich zur Untersuchung direkt in Wasser mit Korkbohrern gelochte Scheiben von Laubblättern hergestellt und die Nadeln zur freien Wasseraufnahme im Wasser geschnitten.

Erst nach 2 Tagen konnte vollständige Sättigung angenommen werden. Tabelle 19 zeigt im Vergleich mit Tabelle 20, daß nach Regen sowohl die Saugkraft der Zelle, als auch die des Zellinhaltes durchschnittlich geringer ist als nach trockenem Wetter. Aber trotz aller Vorsicht gelang es nicht, einen tatsächlichen Nullwert von Sz zu erreichen. Ungeachtet der großen Wasserhaltigkeit von Populus candicans sank dessen Sz nicht unter 2,64 Atm. Noch höher blieben die Saugkräfte bei den Koniferen. Eibe hat den niedrigsten Sz-Wert, aber er betrug noch mehr als 5 Atm.

Im großen und ganzen ist die Saugkraft der Nadeln nach dieser Behandlung größer als die der Laubblätter, nicht nur bei Sz, sondern noch bedeutender bei Si. Nach 2tägigem Liegen in Wasser erwies sich die Saugkraft des Zellinhalts (Si) wohl als erniedrigt, selbstverständlich nicht so sehr als Sz, die aber merkwürdigerweise keineswegs bis auf den Nullpunkt ging. Das Ergebnis von Malin (1932), Gehler (1930, Tab. 72) und Ursprung (1930, 193), daß bei Baumblättern auch in gesättigtem Raum kein Nullwert der Saugkraft erzielt werden kann, hat sich also auch mit der Kapillarmethode bestätigt gefunden.

Tabelle 19.

Sz und Si bei Überbilanz. Versuch 1934; Regenwetter.
1 = sofortige Messung in frischem Zustand; 2 = Messung des 2 Tage im Wasser getauchten Materials.

Pflanzenarten	Datum 1934	Sz in Atm.		Si in Atm.		Wanddruck in Atm.	
		1	2	1	2	1	2
Populus nigra pyramidalis .	4. VI.	11,74	3,70	14,31	8,13	2,57	4,43
Populus candicans	4. VI.	10,45	2,64	13,01	6,98	2,56	3,34
Platanus occidentalis	4. VI.	12,87	4,35	13,66	7,55	0,79	3,20
Fagus silvatica	4. VI.	8,13	4,22	12,06	8,74	3,93	4,52
Acer pseudoplatanus	13. VI.	8,71	4,75	12,37	8,13	3,66	3,38
Picea excelsa	13. VI.	12,69	6,70	16,35	11,25	3,66	4,55
Pinus silvestris	13. VI.	11,74	6,42	15,64	11,14	3,96	4,72
Ulmus montana	26. VI.	10,48	5,86	14,21	10,19	3,73	4,33
Taxus baccata	26. VI.	11,11	5,29	14,31	10,48	3,20	5,19
Pseudotsuga Douglasii	26. VI.	9,58	6,42	16,35	10,48	6,77	4,06

Dieser Befund dürfte sich wie folgt erklären: Wetzel (1924, 23) weist mit Recht darauf hin, daß mit steigendem Wanddruck die Wasseraufnahme langsamer erfolgt.

Der Wanddruck erhöht sich bei Wasseraufnahme anfangs rasch, aber diese Zunahme verlangsamt sich in dem Maße, wie die Saugkraft durch den zunehmenden Wanddruck herabgedrückt wird. Der Wanddruck nähert sich asymptotisch einem Höchstbetrag.

Es gilt meines Erachtens folgende Gleichung:

$$wx = Wmax\,(1 - e^{-cx})$$

und zwar bedeuten wx die erreichte Wanddruckhöhe und Wmax die maximal erreichbare, der Si entsprechende. Die Konstante c in dieser Gleichung ist das Maß der individuellen Zunahmegeschwindigkeit. Die laufende Zunahme des Wanddruckes ist proportional dem Unterschied Wmax — W, d. h. dem Betrag, welcher der erreichten Wanddruckhöhe noch von der unter den gegebenen Bedingungen erreichbaren Wanddruckhöhe fehlt. Diese Differenz, die dem „Sättigungsdefizit" entspricht, ist maßgebend für Sz und somit für die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme. Da das Sättigungsdefizit bei fortgesetzter Wasseraufnahme immer kleiner wird, wird auch die Wasseraufnahme immer langsamer; Sz nähert sich asymptotisch dem Nullpunkt, ohne ihn jemals ganz zu erreichen. Volle Wassersättigung und Sz — 0 ist demnach auch theoretisch nicht zu erwarten, denn bei sehr kleinen Sz werden die Strömungswiderstände nicht mehr oder nur so langsam überwunden, daß in der Versuchszeit kein Ausgleich eintritt.

Die Strömungswiderstände beruhen großenteils auf der geringen Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Huber und Höfler (1930) fanden, daß sich die Wasserbewegung sowohl bei Plasmolyse als auch Deplasmolyse mit der Zeit immer mehr verzögert. Dazu kommt noch die Wirkung der kutinisierten Membranen, weil nach Frenzel die Interstitienweite bei denselben unter 1 mμ betragen kann. Bei den dickwandigen, starren Koniferennadeln werden diese Widerstände besonders groß sein.

Es ist nicht zu bestreiten, daß auch diese Erklärung nicht voll befriedigt, denn wenn die Widerstände gegen Wasseraufnahme so groß sind, dürfte sich das beim Versuch darin äußern, daß während der Versuchszeit keine meßbaren Wassermengen angesaugt werden. Vielleicht ist die Saugkraft der wassergesättigten Blätter so zu erklären, daß die Saugkraft des Inhalts nachträglich, nachdem die vorher untergetauchten Blätter aus dem Wasser genommen wurden, infolge dieser Veränderung ansteigt und somit während der Untersuchungszeit größer wird, als die

Saugkraft des vorher getöteten Zellinhalts. Die Methode bedarf noch einer Prüfung in dieser Hinsicht, bevor das Ergebnis in dem vorliegenden Punkt als quantitativ gesichert gelten kann. Anderseits spricht die Übereinstimmung mit vielen Ergebnissen anderer Forscher, die auf anderem Wege gewonnen wurden, sehr für die Richtigkeit des Befundes.

β) Turgor.

Aus der Differenz Si—Sz ist in Tabelle 19 der Wanddruck und damit der diesem gleiche Turgor berechnet. Die gefundenen Größen sind wegen der besprochenen Fehlermöglichkeiten bei der Bestimmung von Si vielleicht um 1 Atm. zu erhöhen. Aber auch nach dieser Korrektur findet sich, daß der Wanddruck im frischen Zustand auch nach Regenwetter geringer ist, als man anzunehmen gewohnt ist. Bei den meisten Arten hat er eine Höhe von 3—4 Atm. Damit ist er bei den Laubhölzern durchschnittlich nicht höher als bei den gleichen Arten nach trockenem Wetter nach Tabelle 20. Nur bei den Nadelhölzern ist der Wanddruck bei feuchtem Wetter wesentlich höher als bei trockenem.

Noch auffallender ist das Ergebnis, daß sich der Wanddruck und Turgor bei höchstmöglicher Wassersättigung durch Einstellung in Wasser und Hinderung der Verdunstung gar nicht viel erhöht, im Durchschnitt aller geprüften Holzarten nur um 0,7 Atm. Dies hat seinen Grund darin, daß mit der Wasseraufnahme ein starker Rückgang der osmotischen Konzentration verbunden ist. Die Zelle weicht einer starken Druckerhöhung nach dem „Prinzip des kleinsten Zwanges“ dadurch aus, daß sie osmotisch wirksame Stoffe in osmotisch unwirksame, z. B. Zucker in Stärke umwandelt. Außerdem kommt die bei Sz besprochene Fehlermöglichkeit einer Änderung von Si während der Versuchszeit in Frage.

b) Bei Unterbilanz.

Das zu dieser Untersuchung benötigte Blattmaterial wurde in den Monaten Mai bis Juli bei guter Witterung zwischen 8 und 9 Uhr vormittags, also zu einer Zeit besorgt, wo die Sonne schon sehr hoch stand. Zur Ermittlung der Saugkraft der Zelle benützte ich die Kapillarmethode. Zur Feststellung der Saugkraft des Zellinhaltes wurde bei frisch abgepflückten Blättern der Preßsaft und die kryoskopische Methode und mit zunehmender Austrocknung der Preßkuchen und die Kapillarmethode verwandt. Die Blätter in diesem letzten Austrocknungszustand, der bei jeder Pflanze festgelegt wurde, sind noch immer lebend, wie auch der Vergleich der Tabelle 20 mit Tabelle 4 zeigt. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 20 und 22 zusammengestellt. Daraus ist folgendes zu ersehen:

Tabelle 20.

Saugkräfte und Wanddruck (W) der Blätter bei Unterbilanz.
Bestimmung Sommer 1934.

Pflanzenarten	Datum 1934	Blattgew. in % des Frischgew.	$\frac{WG}{TG}$ %	Sz in Atm.	Si in Atm.	W in Atm.
Betula verrucosa	8. VI.	100,0	175,3	16,72	18,30	+ 1,58
		86,7	138,2	32,51	19,21	− 13,30
		72,3	98,9	52,62	24,52	− 28,10
		68,5	88,7	72,51	29,53	− 42,98
Quercus pedunculata	8. VI.	100,0	182,4	16,42	18,92	+ 2,50
		88,2	148,6	26,20	19,62	− 6,58
		82,2	132,0	46,42	22,31	− 24,11
		78,2	121,0	75,91	23,72	− 49,19
Fagus silvatica	9. VI.	100,0	142,1	9,87	12,51	+ 2,84
		82,3	99,2	26,91	18,92	− 7,99
		72,5	75,5	45,43	22,51	− 22,92
Syringa vulgaris	9. VI.	100,0	176,3	15,23	16,71	+ 1,48
		85,2	136,2	22,70	17,93	− 4,77
		76,9	112,2	34,50	19,65	− 14,85
		65,2	80,4	45,60	22,28	− 23,32
Ulmus montana	18. VI.	100,0	170,3	12,37	18,20	+ 4,83
		90,3	142,8	18,40	20,04	+ 1,64
		76,3	102,8	36,41	22,22	− 14,19
		65,1	76,0	59,31	25,91	− 33,40
Acer pseudoplatanus	11. VI.	100,0	276,9	11,43	16,80	+ 5,37
		87,3	228,2	25,31	18,32	− 6,99
		80,3	205,0	43,42	19,92	− 23,50
		72,5	173,6	58,44	25,53	− 32,91
Acer campestre	11. VI.	100,0	243,2	12,81	14,63	+ 1,82
		89,3	206,2	28,90	17,52	− 11,38
		84,5	190,0	40,23	20,53	− 19,70
		75,5	154,5	65,61	29,93	− 35,68
Fraxinus excelsior	18. VI.	100,0	182,4	12,31	14,32	+ 2,01
		85,3	140,8	29,43	19,25	− 10,18
		74,4	109,8	39,21	25,53	− 13,68
		62,7	47,8	57,22	39,50	− 17,72
Aesculus hippocastanum	19. VI.	100,0	225,0	13,33	14,21	+ 0,88
		86,2	180,0	22,92	16,62	− 6,30
		73,3	138,2	49,62	22,82	− 26,80
		70,4	128,5	69,64	28,61	− 41,03
Prunus domestica	20. VI.	100,0	143,9	12,37	12,59	+ 0,22
		82,2	115,0	18,21	15,41	− 2,80
		76,4	86,8	28,93	18,92	− 10,01
		65,9	89,7	42,35	25,64	− 16,71
Corylus colurna	23. VI.	100,0	212,3	10,56	12,60	+ 2,04
		76,7	139,2	56,80	24,60	− 32,20

Tabelle 20 (Fortsetzung).

Pflanzenarten	Datum 1934	Blattgew. in % des Frischgew.	$\frac{WG}{TG}$ %	Sz in Atm.	Si in Atm.	W in Atm.
Quercus rubra	23. VI.	100,0	224,3	11,11	14,23	+ 3,12
		86,7	180,6	25,62	17,31	— 8,31
		77,5	151,0	39,82	19,65	— 20,17
		72,5	135,0	49,83	21,62	— 28,21
Populus canadensis	30. VII.	100,0	225,5	18,97	23,45	+ 4,48
		70,0	127,6	51,62	–	–
		64,6	110,0	75,64	32,92	— 42,72
Abies alba	10. V.	100,0	168,3	8,84	9,58	+ 0,74
		89,5	140,0	—	19,20	—
		79,2	112,5	—	22,49	—
		70,0	87,6	—	29,30	—
		64,4	72,7	—	38,62	—
Picea excelsa	5. VII.	100,0	155,3	12,72	14,31	+ 1,59
		87,6	115,6	22,50	21,20	— 1,30
		79,3	101,2	29,70	27,62	— 2,08
		72,4	79,2	39,30	32,42	— 6,88
		65,3	68,8	50,30	39,82	— 10,48
Pinus silvestris	10. V.	100,0	162,4	12,37	12,20	+ 0,17
		80,3	110,8	32,51	22,52	— 9,09
		76,5	101,0	41,23	25,40	— 15,83
		70,4	84,6	50,27	28,52	— 21,75
		65,4	71,3	62,11	38,51	— 23,61
Taxus baccata	6. VII.	100,0	190,6	14,31	15,42	+ 0,09
		89,0	154,7	25,61	21,23	— 4,38
		79,3	131,0	38,60	23,82	- 14,78
		68,4	98,5	62,52	29,26	— 33,26
Pseudotsuga Douglasii	2. VII.	100,0	163,5	16,71	16,23	— 0,48
		88,6	133,2	—	22,32	—
		79,5	108,6	-	24,52	-
		69,4	82,5	64,30	38,21	— 28,09
Chamaecyparis Lawsoniana	3. VII.	100,0	175,2	12,10	11,11	— 0,99
		82,3	126,0	29,73	18,60	— 11,13
		75,4	107,2	46,62	23,24	— 17,38
		68,4	88,0	87,04	42,40	— 44,54
Pinus strobus	20. IV.	100,0	168,3	14,74	14,30	— 0,44
		86,9	133,5	—	19,30	—
		75,6	103,0	—	26,42	—
		68,3	83,0	67,61	38,81	— 28,80
Pinus nigra	12. I. 35	100,0	222,4	15,29	16,21	+ 0,92
		82,6	166,0	—	21,32	—
		75,2	142,0	39,80	25,20	— 14,60
Pinus montana	12. I. 35	100,0	155,2	16,71	15,21	— 1,51
		88,0	124,2	34,62	22,41	— 12,21
		79,2	101,8	65,82	28,35	— 37,47
		69,0	76,0	77,60	36,50	— 61,10
		62,3	58,9	113,37	42,22	— 71,15

α) Saugkraft des Zellinhalts (Si).

Infolge des Wasserverlustes beim Vertrocknen muß sich der osmotische Wert der Zellsäfte natürlich ändern, und zwar aus zwei Gründen. Erstens durch einfaches Eindicken der Lösung, wodurch die Lösung in einfachem Verhältnis des Wasserverlustes konzentriert wird, zweitens durch Verlust oder durch Neubildung osmotisch wirksamer Substanzen während der Abtrocknung. Besonders kommt hier die Zuckerbildung aus Stärke in Betracht, die nach vorliegenden früheren Arbeiten durch Wasserverlust gefördert wird. Verlust osmotisch wirksamer Substanz entsteht unter anderem durch Veratmung von Zucker und durch Rückbildung von Zucker in Stärke oder Fett. Wird während der Abtrocknung mehr Zucker neu gebildet als veratmet, so steigt der osmotische Wert des Zellinhalts Si stärker, als es der bloßen Eindickung entspricht. Überwiegt dagegen die Veratmung oder die Rückbildung von Zucker über die Neubildung, so bleibt die Zunahme des osmotischen Wertes hinter der rein physikalischen Konzentrationszunahme durch Eindickung zurück.

Tabelle 21.

Änderung des Gehaltes an osmotischer Substanz beim Abtrocknen.

Pflanzenarten	1 Abnahme des Wassers in % des Anfangswertes	2 Zunahme von Si auf % des Anfangswertes	3 1 . 2	4 Änderung osmotisch wirksamer Substanz % des Anfangswertes
Chamaecyparis Lawson..	50,2	382	192	+ 92
Abies alba	43,2	417	180	+ 80
Pinus silvestris	43,9	318	138	+ 38
Pinus strobus	49,3	272	134	+ 34
Acer campestre	63,6	204	130	+ 30
Corylus colurna	65,6	195	128	+ 28
Picea excelsa	44,3	278	123	+ 23
Pseudotsuga Douglasii .	51,0	235	120	+ 20
Fraxinus excelsior	42,3	276	117	+ 17
Aesculus hippocastanum	57,1	202	115	+ 15
Pinus montana	38,0	277	106	+ 6
Pinus nigra	63,8	155	99	− 1
Taxus baccata	51,7	190	98	− 2
Prunus domestica.....	48,4	203	98	− 2
Fagus silvatica	53,2	180	96	− 4
Acer pseudoplatanus ...	62,5	152	95	− 5
Quercus rubra	60,1	152	91	− 9
Quercus pedunculata...	66,4	136	90	− 10
Betula verrucosa.....	50,6	161	82	− 18
Populus canadensis	48,9	141	69	− 31
Ulmus montana	43,1	142	61	− 39
Syringa vulgaris	45,6	133	61	− 39

Um zu prüfen, welche von diesen beiden Möglichkeiten bei den verschiedenen Holzarten zutrifft, wurden die Änderungen des osmotischen Wertes Si (Tabelle 20) in Tabelle 21 in folgender Weise umgerechnet. Beispielsweise ist bei *Chamaecyparis* nach Tabelle 21 der Wassergehalt von 175,2 durch Austrocknung auf 88,0 Proz. des TG, das ist auf 50,2 % des Anfangsbetrages, gesunken. Gleichzeitig ist Si auf 42,40 Atm., das ist auf 382 % des Anfangswertes, also in höherem Maße, gestiegen. Die osmotisch wirksame Substanz hat sich also vermehrt auf

$$\frac{50{,}2}{100} \cdot \frac{382}{100} = 192\ \%;$$

das bedeutet eine Zunahme dieser Substanz um 92 %. Diese Rechnung ist zwar nicht ganz genau, weil beim Abtrocknen nicht nur aus dem Zellsaft, sondern auch aus der Zellwand und den Gefäßen Wasser abgegeben wird. Doch dürfte der Fehler für den vorliegenden Zweck unbedeutend sein.

Tabelle 22.
Vergleich der Saugkräfte und des Wanddruckes bei den Nadelblättern im Winter und im Sommer (1934).

Pflanzen	Sommer					Winter				
	Datum 1934	% FG	Sz	Si	W	Datum 1935	% FG	Sz	Si	W
Picea excelsa	5. VII.	100,0	12,72	14,31	+ 1,59	14. III.	100,0	18,79	25,5	+ 6,71
		87,6	22,50	21,20	— 1,30		84,5	42,5	32,1	— 10,4
		79,3	29,70	27,62	— 2,08		78,8	104,5	40,4	— 64,1
		72,4	39,30	32,42	— 6,88		70,2	145,6	46,3	— 99,3
		65,3	50,30	39,82	—10,48		66,2	>256,—	45,2	— 210,8
Pinus silvestris	10. V.	100,0	12,37	12,20	+ 0,17	22. I.	100,0	19,61	22,2	+ 2,59
		80,3	32,51	22,52	— 9,09		89,8	42,80	32,4	— 10,40
		76,5	41,23	25,40	— 15,83		76,2	89,7	40,2	— 49,5
		70,2	50,27	28,52	— 21,75		69,0	119,5	44,4	— 75,1
		65,4	62,11	38,51	— 23,61		59,8	196,5	42,3	— 153,2
Taxus baccata	6. VII.	100,0	14,31	15,42	+ 0,09	24. I.	100,0	18,34	21,3	+ 2,96
		89,0	25,61	21,23	— 4,38		83,6	51,6	30,2	— 21,4
		79,3	38,60	23,82	— 14,78		76,8	93,7	38,2	— 55,5
		—	—	—	—		70,4	123,1	42,3	— 80,8
		66,4	62,52	29,26	— 33,26		65,5	175,—	46,5	— 128,5

Das Ergebnis dieser Berechnung ist, daß bei den untersuchten Pflanzen nur bei Eiben-, Schwarzkiefern- und Pflaumenblättern die Zunahme der osmotischen Konzentration der einfachen physikalischen Eindickung infolge der Wasserabgabe entspricht. Bei den meisten Laubhölzern geht die Dissimilation oder die Zuckerrückbildung so rasch vor sich, daß die osmotischen Werte nicht mit der Konzentrationszunahme durch Eindickung Schritt halten können. Bei den meisten Nadelholzarten überwiegt dagegen die Neubildung osmotisch wirksamer Substanzen beim Abtrocknen. Bei *Chamaecyparis* und *Abies* hat sich die absolute Menge dieser Substanzen beim Abtrocknen fast verdoppelt (Sp. 4), die Konzentration vervierfacht (Sp. 3). Aus Tabelle 22 ist zu ersehen, daß die Si-Werte bei immergrünen Nadelhölzern im Winter höher sind und bei Abtrocknung stärker ansteigen als im Sommer, offenbar wegen erhöhter Zuckerbildung infolge der Kälte. Bei *Picea* und *Pinus* findet sich außerdem, daß Si bei sehr starker Abtrocknung im Winter nicht weiter ansteigt, sondern im Gegenteil wieder etwas zurückgeht, vielleicht durch Umwandlung in fettes Öl, was nach Korstian (1924) den osmotischen Wert beeinflußt. Mit dieser Größe von etwa 45 Atm. scheint der osmotische Druck im Winter begrenzt zu sein.

β) Saugkräfte der lebenden Blätter (Sz).

Aus Tabelle 20 ergibt sich erwartungsgemäß als Regel, daß die Zellsaugkräfte im Sommer im frischen Zustand bei regelmäßiger Vegetation am Vormittag etwas geringer sind als die osmotischen Drucke Si, weil eben ein Teil der osmotischen Saugkraft durch den entgegenstehenden Wanddruck aufgehoben ist. In mehreren Fällen ist diese Differenz Si — W aber schon sehr klein und rechnerisch in einigen Fällen, bei Nadelhölzern, sogar negativ; doch kann wegen der erwähnten Fehlerbreite der Si-Werte aus den kleinen Differenzen dieser Grenzfälle noch nicht mit Sicherheit geschlossen werden, daß die Zellsaugkräfte wirklich größer als Si sind, sicher ist nur, daß in mehreren Fällen kein erheblicher positiver Turgor besteht.

Weiter aber ergibt sich ohne Ausnahme die wichtige Tatsache, daß bei stärkerem Abtrocknen die Zellsaugkraft Sz viel stärker ansteigt als der osmotische Druck Si, und zwar sind diese Unterschiede so bedeutend, daß sie sicher die Fehlergrenzen weit übersteigen. Zellsaugkräfte von etwa 60 und mehr Atm. wurden im Sommer regelmäßig und solche von über 70 Atm. wiederholt angetroffen, obwohl die Austrocknung meist nicht bis zur äußersten Grenze der Lebensfähigkeit getrieben wurde. In einem Fall stieg die Saugkraft stark welkender Blätter in der Nähe der tödlichen Grenze auf weniger als 45 Atm.

Noch viel höhere, bisher ganz unbekannte Zellsaugkräfte wurden nach Tabelle 22 im Winter an immergrünen Nadelblättern beim Abtrocknen angetroffen. Bei *Picea* war die Saugkraft so stark, daß Zuckerlösungen zu ihrer Bestimmung nicht ausreichten. Eine Bestimmung mit Kochsalzlösungen ergab Gleichgewicht mit 4—5 Volummol, was einer Saugkraft von etwa 300 Atm. entspricht. Bei diesem Grad der Abtrocknung sind die Nadeln allerdings schon abgefallen, zum kleineren Teil auch schon tot, bei *Taxus* aber können Saugkräfte von dieser Größenordnung im Winter auch am lebenden Baum an den Nadeln auftreten, da diese nach Tabelle 1 noch höhere Austrocknungsgrade vertragen, als sie hier angewandt wurden.

Immergrüne Nadelhölzer können also im Winter nicht nur, wie oben festgestellt wurde (Tabelle 6), höhere Vertrocknungsgrade vertragen, sondern auch höhere Saugkräfte entwickeln als im Sommer, wodurch sie in Verbindung mit ihrem vorzüglichen Transpirationsschutz und xeromorphen Bau gegen Vertrocknung im Winter ausgezeichnet geschützt sind.

Wie schon erwähnt, wurden hohe, den osmotischen Druck bedeutend übersteigende Saugkräfte gelegentlich auch schon von anderen Untersuchern (Ursprung und Gehler, Pisek und Cartellieri) gefunden, und zwar mit ganz anderen Methoden, die auf den Größenveränderungen des Gewebes in Lösungen verschiedener Konzentration beruhen. Nach der vorstehenden Bestätigung mit dem hygroskopischen Verfahren bestehen diese Angaben, die noch 1935 von Walter angezweifelt wurden, zu Recht. Es kann bei lebenden Baumblättern als wohl ausnahmslos geltende Regel festgestellt werden, daß die Zellsaugkraft bei stärkerem Abtrocknen den osmotischen Druck bedeutend übersteigt.

γ) Wanddruck und Turgor.

Wegen der erwähnten Fehlerquelle bei der Bestimmung von Si sind die in Tabelle 20 und 22 aus Si — Sz berechneten Wanddruck- oder Turgorwerte mit einem kleinen Spielraum nach oben von schätzungsweise 1 Atm. zu verstehen. Mit diesem Vorbehalt ergibt sich folgendes:

1. Für den frischen Zustand, bei regelmäßiger Transpiration im Freien, fand sich auch bei diesen zahlreichen Bestimmungen ein nur mäßiger Wanddruck, wodurch die entsprechenden Befunde in Tabelle 19 in der Hauptsache bestätigt sind. Ganz ähnlichen Werten werden wir auch in den folgenden Tabellen 22—31 begegnen. In keinem Fall erreicht der Wanddruck 6 Atm., mehrmals nicht einmal 1 Atm. Bei Nadelhölzern lag er meist innerhalb der Fehlergrenze um Null, nur bei *Picea* war er

mit 1,59 Atm. deutlich positiv, bei *Pinus montana* aber ebenso stark negativ; im Winter war der Wanddruck im Frischzustand höher als im Sommer (Tabelle 22). Die Nadelblätter scheinen also bei gewöhnlicher Vegetation und Transpiration im Sommer keinen erheblichen Turgor, vielleicht sogar zuweilen eine negative mechanische Spannung zu besitzen. Das erklärt sich ungezwungen aus der großen Dicke und Starrheit ihrer Zellwand, die bei *Pinus* noch durch Wandleisten verstärkt ist. Diese Struktur hat offenbar zur Folge, daß die Blattzellen auch bei größtmöglicher Wassersättigung nur sehr wenig angeschwollen sind, so daß schon eine sehr geringe Wasserabgabe durch Transpiration zu einer vollständigen Entspannung und selbst negativen Spannung der Zellwand führt, ohne daß dabei sichtbares Welken zustande kommt. Dagegen haben die zarter gebauten dehnbaren Laubblattzellen einen größeren Spielraum im Volumen und in der Wasserfülle.

2. Bei künstlicher Abtrocknung abgetrennter Blätter von über 10% des Frischgewichts tritt ausnahmslos eine negative Wandspannung auf, die sich bei weiterer Abtrocknung bis in die Nähe des tödlichen Wasserdefizits auf sehr bedeutende Beträge, im Sommer bei Laubblättern bis zu 49 Atm. (*Quercus*) und bei Nadeln bis 71 Atm. (*Pinus montana*) erhöht. Im Winter (Tabelle 22) fand sich der Wanddruck bei wasserarmen Nadeln noch viel stärker negativ, bis über 200 Atm.

Der negative Wanddruck verursacht auch eine gleich große Spannung des Zellinhaltes, die die Kohäsion des flüssigen Zellinhalts beansprucht. Diese Kohäsionsspannung muß sich auch von Zelle zu Zelle und auch auf den flüssigen Inhalt der Wasserleitungsbahnen im Holzkörper der Blattnerven fortpflanzen, wo sie unmittelbar zum Antrieb des aufsteigenden Saftstromes dient. Allerdings stehen der Zellsaugkraft sehr hohe Strömungswiderstände im Blattparenchym gegenüber, die bei dynamischem Gleichgewicht zwischen Wasserabgabe und Wasseraufnahme große Teile dieser Triebkraft verbrauchen.

Die ursprüngliche Vorstellung der Kohäsionstheorie des Saftstromes, daß die Saugkraft der Blattzellen durch die Höhe des osmotischen Druckes begrenzt sei, und daß die Kohäsionskraft erst in den Leitungsbahnen des Holzkörpers als Triebkraft des Saftstromes wirksam wird, ist nach den vorstehenden Ergebnissen zu berichtigen. Starke Kohäsionskräfte treten auch schon im Blattparenchym auf, bei Nadelhölzern wahrscheinlich schon bei regelmäßiger Transpiration, allgemein aber bei ungewöhnlicher Abtrocknung, auch bei Laubhölzern. Auch bei diesen sind die Zellwände trotz ihrer absolut geringen Dicke stark genug, um beim Schrumpfen in starke Saugspannung zu kommen. Die Kleinheit

der Zelldimensionen, vermöge deren der Druck nur auf kleiner Fläche wirkt, ermöglicht das Auftreten starker Spannungen, ohne daß die Zellwände zerknittern. Diese Saugkräfte werden wahrscheinlich nur dadurch begrenzt, daß die lebenden Blattzellen nicht unbegrenzt Wasser abgeben können, ohne abzusterben oder abzufallen. Innerhalb dieser Grenzen aber stehen den Holzpflanzen bei Wassermangel über die osmotische Saugkraft hinaus hohe Kraftreserven zur Verfügung, die sich automatisch dem Bedürfnis anpassen.

Der derbe, xeromorphe Bau vieler Blätter, besonders bei den Nadelhölzern und bei den Sonnenblättern der Laubhölzer ist auch der Grund, weshalb solche Blätter auch bei negativem Wanddruck noch kein sichtbares Welken zeigen.

Renner (1915) und Ursprung (1915) haben beim Farn-Annulus eine Saugkraft und Kohäsionsspannung bis etwa 300 Atm. festgestellt. Dabei handelte es sich um tote Pflanzenteile. Es ist beachtlich, daß die gleichen Kräfte nunmehr auch in lebenden Zellen festgestellt werden konnten.

2. Saugkräfte und Turgor der Blätter unter besonderen Bedingungen.

a) Blätter in verschiedener Höhe.

Nach physikalischer Regel ist die Wasserversorgung des Blattes um so schwerer und infolgedessen die Wasseranziehungskraft um so stärker, je höher es sitzt. Ob und wie weit der osmotische Wert der Blätter sich nach der Höhe regelt, darüber besteht noch keine volle Einigkeit (Stiles, 1924; Walter, 1931). Ewart (1906) und Walter (1931) u. a. haben gefunden, daß bei den krautigen Pflanzen die oberen Blätter höheren osmotischen Wert besitzen als die unteren. Doch hat dies nach Walter seine Ursache nur darin, daß sich die oberen Blätter in den späteren Jahreszeiten entfalten, in welchen stärkere Verdunstung vorherrscht. Bei den Bäumen und Sträuchern soll die Insertionshöhe dagegen nach Walter (1931) eine sehr geringe Rolle spielen.

Was die Saugkraft der Zelle betrifft, so haben Ursprung, Gehler (1930), Malin (1932) und Regli (1932) u. a. übereinstimmend gefunden, daß die Saugkraft um so größer ist, aus je höherer Lage des Baumes das Blatt entnommen ist.

Mit den verschiedenen Methoden, mit denen diese Ergebnisse erzielt wurden, ist Walter nicht einverstanden. Es wurden deshalb einige Bestimmungen mit der Kapillarmethode vorgenommen, deren Resultate hier folgen mögen:

Hieraus ist zu ersehen, daß sowohl die Saugkraft der Zelle als auch die des Zellinhaltes mit der höheren Lage zunehmen. Der Unterschied besteht nur darin, daß der osmotische Wert sehr langsam ansteigt, während sich die Saugkraft der Zelle sehr rasch erhöht. Bei manchen Versuchen, besonders bei Nadelhölzern, fand ich in den oberen Baumteilen Sz sogar größer als Si, doch liegen diese Unterschiede meist innerhalb der Fehlergrenze. Sicher ist aber, daß diese Differenz und damit auch der Wanddruck bedeutend geringer wird, was für die Theorie des Saftsteigens von Bedeutung ist. Die höher inserierten Blätter haben nur einen sehr geringen Turgor oder sogar negative Wandspannung, entsprechend ihrer größeren Beanspruchung beim Saftsteigen.

Im Mittel der untersuchten sieben Laubbäume steigt die für den Antrieb des Transpirationsstromes maßgebende Zellsaugkraft zwischen 2 und 9 m um 1,16 Atm. pro laufenden Meter Baumhöhe, bei drei Nadelhölzern zwischen 1 und 3 m um 2,26 Atm/m, also entsprechend den größeren Reibungswiderständen um das doppelte wie bei den Laubhölzern.

Tabelle 23.

Blätter in verschiedener Höhe. Bestimmung der Sz mit Kapillarmethode, der Si mit kryoskopischer Methode in Atm.

Pflanzenarten	Datum 1934	1 m		2 m		3 m		5 m		9 m	
		Sz	Si	Sz	Si	Sz	Si	Sz	Si	Sz	Si
Picea excelsa	17. VIII.	12,12	13,82	15,25	15,08	—	—	—	—	—	—
Pinus silvestris		12,85	13,25	14,62	14,31	15,29	14,34	—	—	—	—
Taxus baccata		11,23	15,35	13,22	14,23	16,23	16,25	—	—	—	—
Cryptomeria japonica	18. VIII.	10,56	12,34	12,65	13,65	16,67	15,85	—	—	—	—
Cunninghamia sinensis		12,32	14,31	14,21	15,12			—	—	—	—
Fagus silvatica	20. VIII.	—	—	9,29	16,43	—	—	12,69	17,23	16,35	16,25
Populus canadensis		—	—	11,11	15,51	—	—	15,24	16,24	18,14	18,20
Tilia grandifolia		—	—	10,48	14,20	—	—	14,32	15,20	15,32	16,20
Fraxinus excelsior	21. VIII.	—	—	9,00	16,11	—	—	14,69	17,43	18,82	19,23
Platanus occidentalis		—	—	9,58	16,31	—	—	13,52	16,24	16,62	17,82
Aesculus hippocastanum		—	—	10,80	18,37	—	—	17,91	22,12	20,32	23,52
Betula verrucosa		—	—	11,11	15,23	—	—	15,67	16,72	22,45	21,40

b) Blattbasis und Blattspitze.

Die Saugkraft der Blattzellen ist je nach ihrer Entfernung von dem Gefäßbündel verschieden. Was mit plasmolytischer Methode erzielt wurde (Iljin 1929, I und Hayoz 1922), haben Malin (1930) und Regli (1933) mittels der Hebelmethode bestätigen können.

Tabelle 24.

Saugkraftunterschied zwischen Blattspitze und Basis.
Sz (hygroskopisch). Si (kryoskopisch).

Pflanzenarten	Datum 1934	Basis			Spitze		
		Sz	Si	W	Sz	Si	W
Pinus strobus	15. IX.	18,28	19,54	1,26	18,28	19,32	1,04
Picea excelsa	15. IX.	17,32	18,26	0,94	17,48	19,12	1,64
Fraxinus excelsior	21. VIII.	15,25	17,82	1,57	17,45	19,22	1,77
Juglans regia	5. IX.	11,25	13,65	2,30	14,21	15,61	1,40
Quercus macrocarpa.....	23. VI.	15,64	19,25	3,59	16,12	19,16	3,04
Populus candicans	14. VI.	9,58	12,56	2,98	9,56	12,61	3,05

Zur Untersuchung habe ich zwei langbenadelte Koniferen, zwei großblätterige und zwei fiederblätterige Laubhölzer verwendet (Tabelle 24). Bei den Koniferen und den großblätterigen Laubhölzern ist das Ansteigen sowohl der Sz als auch der Si fast unmerklich.

Die Endblättchen bei Esche und Walnuß besitzen bedeutend mehr Sz und Si als die unteren Blattpaare. Im allgemeinen ist Si größer als Sz; bei Koniferen ist der Unterschied geringer als bei Laubhölzern.

Im Wanddruck fanden sich zwischen Basis und Spitze keine wesentlichen Unterschiede.

c) Sonnen- und Schattenblätter.

Während die Saugkraft des Zellinhaltes bei Bäumen und Sträuchern nicht sehr von der Insertionshöhe abhängig ist, spielt der Belichtungsgrad der Blätter nach Walter (1931) doch eine wichtige Rolle, besonders bei den Holzarten, die viel Schatten werfen (z. B. Buche nach Walter). Freistehende Koniferen geben wenig Schatten und der Einfluß der Exposition ist demnach geringer (Walter 1931). Grahle (1934) hat diese Anschauung für Kiefernarten bestätigt.

Was den Einfluß dieser Exposition auf die Saugkraft der Zelle betrifft, so ist noch nichts Sicheres bekannt. Meine vergleichenden Versuche haben folgende Resultate ergeben:

Die Sonnenblätter der Koniferen haben ungefähr gleichen osmotischen Wert wie die Schattenblätter, was mit der Ansicht Walters (1931) übereinstimmt. Bei manchen Laubhölzern besteht darin ein deutlicher Unterschied, bei Eichen und Birken ist er dagegen nur gering.

Tabelle 25.
Saugkräfte der Sonnen- und Schattenblätter in Atm.
Sz (hygroskopisch). Si (kryoskopisch).

Pflanzenarten	Datum 1934	Sonnenblätter			Schattenblätter		
		Sz	Si	W	Sz	Si	W
Picea excelsa	5. VII.	15,31	16,23	0,92	14,98	16,03	1,07
Abies alba	28. VI.	15,64	16,78	1,14	15,23	16,13	0,90
Platanus occidentalis	25. VI.	15,62	19,54	3,92	13,44	14,35	0,91
Betula verrucosa.....	27. VI.	21,49	22,25	0,76	21,25	22,01	0,76
Fagus silvatica	15. VI.	16,72	18,72	2,00	12,25	14,38	2,03
Populus canadensis	21. VI.	17,26	18,93	1,67	15,38	15,28	0,10
Acer campestre	26. VI.	12,37	16,23	3,86	10,17	13,45	3,28
Quercus pedunculata.....	27. VI.	15,99	16,95	0,96	12,06	15,62	2,56

Die Zellsaugkraft ist bei allen Sonnenblättern stärker als beim Schattenblatt, was bei Buche besonders hervortritt. Der Turgor ist in allen Fällen nur gering und bei Sonnen- und Schattenblättern nicht wesentlich verschieden. Weitere Bestimmungen s. Tabelle 26.

d) Tagesschwankungen der Saugkräfte.

Maximov (1916) (vergl. Walter 1931, 16) hat keine osmotische Tagesschwankung feststellen können. Walter (1931) fand sogar bei Sonnenblättern keine nennenswerten Abweichungen. Was Ursprung und Blum mit grenzplasmolytischer Methode von der Größenschwankung erforschten, ist nach Walter „auf die, durch Luft und Temperatur bedingten periodischen Permeabilitätsveränderungen zurückzuführen".

Malin (1932) und Regli (1933) haben die Tagesschwankung der Zellsaugkraft ermittelt. Gehler (1930) sowie Pisek und Cartellieri (1932, I) fanden wie Walter nur geringe Abweichungen des osmotischen Wertes. Dagegen „liegt der Sz-Wert nachmittags regelmäßig näher dem osmotischen Wert als am Morgen, soweit er nicht sogar darüber hinausschießt" (Pisek und Cartellieri).

Meine Parallelversuche haben zu folgenden Ergebnissen geführt:

Tabelle 26.
Tagesschwankungen der Saugkräfte der Blätter in Atm.

Pflanzenarten	Datum 1934	Sonnenblätter				Schattenblätter			
		Sz		Si		Sz		Si	
		9 Uhr	16 Uhr	9 Uhr	16 Uhr	9 Uhr	16 Uhr	9 Uhr	16 Uhr
Picea excelsa	6. IX.	16,64	16,81	17,23	18,12	14,95	16,65	16,62	16,65
Pinus silvestris	6. IX.	14,25	16,35	—	—	13,25	16,35	16,12	16,00
Fagus silvatica	31. VII.	15,65	17,89	17,23	17,56	12,37	13,65	15,42	15,54
Populus canadensis	31. VII.	17,25	18,96	19,06	19,56	16,89	16,81	18,20	18,35
Tilia grandifolia.....	25. VIII.	16,95	18,92	18,22	18,01	15,65	15,68	18,15	18,56

Sowohl Sz als auch Si unterliegen nur geringen Tagesschwankungen. Auch am 31. VII. 1934, einem sehr sonnigen, trockenen, heißen Tage mit 20,9° Temperaturschwankung stiegen die Saugkräfte, besonders Si, von Morgens bis Nachmittags nur wenig. Besonders gering ist der Unterschied bei Schattenblättern der Laubhölzer. Größer ist Sz bei den Sonnenblättern, wo Sz am Nachmittag zum Teil etwas größer wird als Si, so daß sich ein negativer Wanddruck errechnet.

Malin (1932) und Regli (1933) haben diese Veränderung der Saugkraft vor allem auf den Wasserverlust zurückgeführt. Fuchs (1935) dagegen betont an Hand seiner Weizenuntersuchungen die neue Zuckerbildung, wodurch der osmotische Wert gesteigert wird.

Wie im ersten Abschnitt beschrieben, ist das Wasserdefizit bei den Baumblättern im Laufe der Nachmittagsstunden nicht unbedingt besonders groß, was Stefanoff (1931) auch gefunden hat.

Wenn die Wasserversorgung nachläßt, hilft auch die Konzentrierung des Zellsaftes nicht allein; dazu tritt das Schrumpfen oder sogar Schrumpfeln der Wand, was die Saugkraft der Zelle mechanisch erhöht und die Verdampfung des letzten übrigen Wassers abschwächt. Eine kleine Schrumpfung, die auch das Welken hervorruft, schadet der Pflanze in keiner Weise. Sie kann diese ungünstige Periode leicht überdauern.

An einem heißen, trockenen, hellen Sommernachmittag biegen sich die meisten Baumgipfel; sie welken. Von einem solch welk erscheinenden Pflaumenzweig wurde die Blattsaugkraft untersucht. Sz betrug 30,7 Atm., Si dagegen nur 27,6 Atm., also war der negative Wanddruck 3 Atm. Am nächsten Morgen standen die übrigen Zweige, die am Vortag gewelkt waren, wieder aufrecht und führten ihr Leben weiter.

e) Jahresschwankung der Saugkräfte.

Die Jahresschwankungen des osmotischen Wertes sind seit Ursprung und Blum (1916) vielfach untersucht worden. Walter führte sie auf das allmähliche Trockenwerden der Zelle und die Selbstregulierung des Zellsaftes zurück. Neuerdings haben Steiner (1933) und Pittius (1935) ausgeführt, daß die Zuckerbildung im Laufe des Winters eine große Rolle spielt.

Malin hat an Hand der Hebelmethode die Jahresperiode der Nadelblätter eingehend untersucht. Wie weit die mit Kapillarmethode gewonnenen Resultate sich mit den Malinschen decken, zeigt die folgende Tabelle. Die Größe des osmotischen Wertes wurde hier nicht berücksichtigt. Weitere Bestimmungen dieser Art wurden schon in Tabelle 22 vorgetragen.

Tabelle 27.

Jahresschwankung der Saugkräfte der Blätter (Sz) in Atm.
Bestimmung 1934—1935 vormittags.

Pflanzenarten	20. IV.	30. VI.	20. VIII.	27. IX.	9. I.	8. III.
Fagus silvatica	—	13,26	18,94	—	—	—
Tilia grandifolia	—	14,28	19,43	—	—	—
Populus canadensis	—	15,28	21,49	-	—	—
Ulmus montana	—	13,26	19,28	—	—	—
Picea excelsa	9,86	11,26	19,26	22,43	35,26	26,4
Abies alba	10,05	12,94	20,42	-	—	—
Pinus silvestris	9,65	10,24	22,42	23,22	30,78	24,2
Taxus baccata	8,65	9,65	18,23	19,20	22,14	—

Für die Laubhölzer kann man wohl als allgemeine Regel aufstellen, daß die Saugkraft der Blätter (Sz) mit ihrem Alter steigt. Auf die Koniferen trifft dies ebenfalls zu, jedoch ist im Frühjahr die Saugkraft der Nadeln geringer als im Winter. Dem liegen zwei Ursachen zugrunde: das Alter und die Winterkälte. Im Winter hat die Kälte den vorherrschenden Einfluß. Es tritt Neubildung von Zucker und infolgedessen höhere Saugkraft ein. Wenn die Frühlingszeit anbricht, wird der Zucker wieder umgewandelt oder abgeleitet, und dadurch die Saugkraft herabgesetzt.

Das Wintermaterial wurde bei sehr kaltem Wetter aus dem Freiland entnommen. Der Sz-Wert betrug trotzdem niemals so viel als der von Malin erzielte, der bei Kiefer und Fichte im Januar im Mittel vieler Bestimmungen 66 bzw. 54 Atm., im Höchstfall 62 bzw. 77 Atm. Zellsaugkraft fand. Die Wasseraufnahme und Wasserleitung sind wohl erschwert, aber auch die Wasserabgabe ist sehr stark, etwa auf $^1/_{300}$ der sommerlichen Transpiration herabgesetzt (Iwanov 1924). Das Wasserdefizit betrug bei meinen Bestimmungen niemals mehr als 20% des Trockengewichtes. Im normalen, natürlichen Winterzustande wird die Saugkraft selten so hoch steigen, wie bei meinen Zimmerversuchen bei künstlicher Abtrocknung erreicht wurde.

f) Blütenblätter.

Sz ist bei Laubblättern nach Gehler (1930) und Regli (1933) etwas höher als diejenige bei Blütenblättern derselben Pflanze. Bei den Si-Werten ist gerade das Gegenteil der Fall (Gehler 1930; Walter 1931). Die sämtlichen Si-Werte sind bedeutend höher als die Sz.

Durch meine Versuche habe ich folgende Zahlen ermittelt:

Tabelle 28.

Saugkräfte der Laub- und der Blütenblätter in Atm.

Pflanzenarten	Datum 1934	Laubblatt		Blütenblatt	
		Sz	Si	Sz	Si
Chrysanthemum	2. IX.*)	10,17	15,72	12,35	16,25
Pelargonium zonale.....	22. IX.*)	11,23	15,08	11,25	15,53
Prunus insititia.....	17. VI.	16,62	18,09	14,96	17,24
Aesculus hippocastanum	1. VI.	15,76	17,62	13,22	17,62
Pirus malus.....	22. V.	13,65	16,61	12,91	17,62

*) In Gewächshaus.

Bei diesen Objekten übertrifft Si stets Sz. Bei den Holzpflanzen sind Sz des Laubblattes höher als diejenigen des Blütenblattes; die Kräuter verhalten sich umgekehrt.

Sicher spielt die höhere Insertion der Blütenblätter bei den Kräutern eine Rolle. Die zur Untersuchung herangezogenen *Chrysanthemum*-Blüten waren schon alt. Wenn sie so frisch wie das Laubblatt gewesen wären, würde das Ergebnis wahrscheinlich anders ausgefallen sein.

3. Saugkräfte und Turgor wachsender Zellen.

a) Früchte.

Das Blatt besitzt den höchsten osmotischen Wert unter den Pflanzenorganen. Die anderen Pflanzenglieder ernähren sich von den vom Blatt abgeleiteten Stoffen. Die jüngere Frucht hat nach Pfeiffer (1933) eine niederere osmotische Konzentration (9,9 Atm.) als das Blatt (22,4 Atm.). Wie es sich mit Sz verhält, mag aus folgender Zusammenstellung ersehen werden:

Tabelle 29.

Saugkräfte der Laubblätter und der jungen Früchte derselben Pflanzen.

Pflanzenarten	Datum 1934	Laubblatt			Frucht		
		Sz	Si	W	Sz	Si	W
Prunus insititia.....	18. VII.	20,27	22,40	+ 2,13	18,13	16,22	– 1,91
Prunus domestica.....	18. VII.	14,32	15,23	+ 0,91	12,29	10,32	– 1,97
Aesculus hippocastanum ..	19. VII.	15,94	17,26	+ 1,32	14,23	10,24	– 3,99
Pirus malus.....	29. VII.	14,28	16,28	+ 2,00	14,23	12,92	– 1,31
Rosa sp.	2. VIII.	14,52	14,52	+ 0,21	12,49	12,12	– 0,37

Der osmotische Wert und die Saugkraft der Zelle waren bei jeder Probe im Blatt höher als in der Frucht. Es ist bemerkenswert, daß bei den Blättern die osmotischen Werte sämtlicher untersuchten Pflanzen, wie erwartet, höher als die Saugkräfte waren, während dies bei den Früchten umgekehrt ist. Infolgedessen errechnet sich bei den Blättern positiver Wanddruck, bei den Früchten jedoch negativer.

b) Knospen.

Die zu Untersuchungen herangezogenen Knospen wurden zuerst enthüllt, und wie oben die Saugkräfte und die osmotischen Werte ermittelt. Die Resultate sind in Tabelle 30 dargelegt. Die Werte der Blätter der betreffenden Pflanzen sind zum Vergleich beigesetzt.

Tabelle 30.

Saugkräfte der Knospen und Blätter in Atm.

Pflanzenarten	Datum	Knospen			Datum	Blatt		
		Sz	Si	W		Sz	Si	W
Pinus nigra	22. III. 35	8,2	12,5	+ 4,3	22. III. 35	13,5	15,5	+ 2,0
	15. IV. 35	15,4	12,9	− 2,5	15. IV. 35	15,2	15,2	± 0
Pinus silvestris ..	22. III. 35	12,3	14,7	+ 2,4	22. III. 35	22,5	22,4	− 0,1
	15. IV. 35	18,2	14,1	− 4,1	15. IV. 35	22,3	21,6	− 0,7
Aesculus hippoc. .	22. II. 35	13,3	14,9	+ 1,6		—	—	—
	22. III. 35	15,5	14,2	− 1,3	12. VII. 34	13,3	14,2	+ 0,9
Fagus silvatica ..	22. III. 35	9,2	12,5	+ 3,3		—	—	—
	15. IV. 35	13,5	12,2	− 1,3	9. VI. 34	9,87	12,5	+ 2,6
Syringa vulgaris .	12. II. 35	11,2	13,2	+ 2,0		—	—	—
	15. IV. 35	15,2	13,9	− 1,3	9. VI. 34	15,23	16,7	+ 1,5

Im Ruhezustand besitzen die Knospen höhere Si als Sz, also positiven Wanddruck. Nach Beginn des Wachstums steigt die Zellsaugkraft sehr stark an und übertrifft den osmotischen Wert, der sich nicht erheblich ändert. Der Wanddruck wird dadurch wie bei den wachsenden Früchten rechnerisch durchweg negativ. Ebenso ist auch in den wachsenden Knospen sowohl der osmotische Wert als auch der Wanddruck kleiner als in den Blättern.

c) Erörterung der Ergebnisse.

Die Kenntnis des Wanddruckes und des osmotischen Druckes in wachsenden Zellen hat auch für die Theorie des Wachstums große Bedeutung. Seit Sachs hält man den durch den osmotischen Druck (Si) ausgeübten Turgordruck für die treibende Kraft beim Zellwachstum. Aber schon oft wurde festgestellt, daß in wachsenden Geweben nicht größere, sondern kleinere osmotische Werte auftreten als in ruhenden Geweben, wobei gleichzeitig die Dehnbarkeit der Zellwand zunimmt. Zum Beispiel fand Ursprung und Blum (1924) beim Kambium, daß der osmotische Wert, der im März 43—45 Atm. betrug, im Juni auf 15 Atm. zurückging, wobei der Wanddruck von 15,8—19,6 auf 0,1—1,3

Atm. abnahm. Pfeffer neigte auf Grund eingehender Untersuchungen und theoretischer Erwägungen dazu, dem Turgor keinen oder nur einen geringen oder indirekten Einfluß beim Zellwachstum einzuräumen. Als hauptsächliche Triebkraft bei der Ausdehnung der Zellwand betrachtet er vielmehr die Kraft der Intussuszeption, die zu einer Einlagerung von Zellulosemizellen in die Zellwand und damit zu einem Wachstum der Zellwand führt. Mit diesem aktiven Wachstum der Zellwand können bedeutend größere Kräfte zur Vergrößerung und Formänderung der Zellen ausgeübt werden als durch den Turgor. Münch stellt ein aktives Wachstum der Zellwand auch als Triebkraft von Saftströmungen in Rechnung. Die aktive Vergrößerung der Zellwand kann als Saugkraft der Zelle wirken und so die zur Ernährung der wachsenden Zellen benötigten Stoffe herbeiziehen helfen.

Wenn das aktive Intussuszeptionswachstum der Zellwand mit größerer Kraft erfolgt, als dem osmotischen Druck des Zellinhalts entspricht, so muß ein negativer Wanddruck entstehen.

Es ist deshalb von großem Belang, daß bei meinen Bestimmungen ausnahmslos in wachsenden Früchten und Knospen negative Wanddrucke festgestellt wurden, und zwar meist in solcher Höhe, daß sie sich kaum mit methodischen Fehlern erklären lassen. Die mit den wachsenden Früchten in Verbindung stehenden Blätter weisen dagegen durchweg einen positiven Wanddruck auf, die zu den wachsenden Knospen gehörigen zum größten Teil. Meines Erachtens ist damit in größerem Maße ein unmittelbarer Beweis für die Pfeffersche Theorie des aktiven Intussuszeptionswachstums der Zellwand geführt, der allerdings wegen der erörterten Unsicherheiten in der Genauigkeit der Si-Werte noch der Nachprüfung bedarf.

Als Fehlerquelle ist außerdem zu erwägen, daß das Wachstum bei manchen Organen nur bei Nacht erfolgt, während bei meinen Versuchen die Proben am Tag gesammelt wurden.

Die bemerkenswerte Tatsache, daß sowohl der osmotische Druck als auch der Wanddruck im Blatt höher sind als in den wachsenden Früchten und Knospen, bildet eine Bestätigung für die Druckstromtheorie der Stoffbewegungen von Münch. Durch den osmotischen Druck des Zellsaftes wird in den Blattzellen aus den Holzbahnen Wasser in die assimilierenden Zellen gesogen, und die Lösung der Assimilate durch die Siebröhren zu den Zellen hingepreßt, wo der osmotische Druck durch den Verbrauch gelöster Stoffe beim Wachstum geringer wird als in den Blättern. An diesen Verbrauchsorten tritt das Lösungswasser der ver-

brauchten Stoffe in die Holzbahnen über. Die zu diesem Wasserübertritt benötigten Kräfte werden durch die Summe des Wanddruckes und der in den Holzbahnen herrschenden Saugkräfte geliefert. Im vorliegenden Fall kommt nur die Saugkraft des Holzwassers in Frage, weil der Wanddruck negativ ist. Die Saugkraft des Holzwassers wird durch die Saugkraft der Blattzellen verursacht, die sich vermöge der Kohäsion der Wasserfäden in den Holzbahnen bis zu den Früchten fortsetzt und hier den wachsenden Zellen das überschüssig werdende Lösungswasser absaugt. Der negative Wert des Wanddruckes in den Früchten schließt deshalb einen mechanischen Wasseraustritt aus den Fruchtzellen keineswegs aus.

4. Vergleich der Saugkräfte verschiedener Baumteile.

Von Kambium und Rinde des Spitzahorns und der Haselnuß habe ich die Saugkraft hygroskopisch am stehenden Baum festzustellen versucht. Doch war die Technik der Temperaturkontrolle noch nicht vollkommen und das Ergebnis deshalb ungenau.

Es ergab sich jedoch mit Sicherheit, daß der Saugkraftwert der Rinde (Ahorn 11,5, Hasel 0,5 Atm.) höher ist als derjenige des Kambiums, der zu etwa 3 Atm. bestimmt wurde.

Um die Verteilung der Saugkräfte in einem Baum zu bestimmen, habe ich eine Esche und einen Feldahorn zum Versuch gewählt. Die abgeschälte Rinde wurde in kleinen Stücken in der Van-Tieghem-Zelle untergebracht. Die Zweige wurden in geschmolzenem, aber nicht heißem Paraffin (38° C) erst ca. 50 cm lang zugeschnitten und dann wiederum unter Paraffin in kleine Stücke zerteilt. Die an beiden Enden mit Paraffin bedeckten Stückchen wurden entrindet, und nun mit der Kapillarmethode die Saugkraft bestimmt.

Dieses Verfahren liefert etwas zu geringe Zahlen, weil das flüssige Paraffin in die durch den Schnitt geöffneten Leitungsbahnen eindringt, wodurch ein Teil der im Holz herrschenden Saugspannung verloren geht. Besonders groß wird der Fehler bei den Laubhölzern sein, geringer bei den Nadelhölzern, die nur kurze Tracheiden enthalten und deshalb weniger tief mit Paraffin gefüllt werden. Die Ergebnisse dieses Verfahrens sind also nur als Minimalbeträge zu verwerten.

Die Ergebnisse von Ahorn sind aus Fig. 1 zu ersehen. Die Esche verhält sich ungefähr gleich.

Die Saugkraft der Rinde ist etwas geringer als die der Blätter des betreffenden Zweiges und nimmt wie bei den Blättern von oben nach unten ab. An den feinen Würzelchen besitzt die Rinde nur

5,29 Atm. Im Xylem war zwischen oben und unten kein Unterschied wahrzunehmen.

Vom Parenchym bis zum Gefäßbündel nimmt die Saugkraft stufenweise ab (Ursprung und Blum 1918; Hayoz 1922 und Malin 1932). In dem an das Gefäßbündel angrenzenden Parenchym ist die Saugkraft des Zellinhalts nach der Formel $H = -(P - 1)$ (Renner 1915) in unserem Fall wahrscheinlich nur 4,96 Atm. (H = Spannung des Holzwassers, P = osmotischer Druck der angrenzenden lebenden Zellen.) Die Versuche sind nachmittags ausgeführt worden. Aus den parallel nach der kryoskopischen Methode erhaltenen osmotischen Werten (Si) ersehen wir, daß die Blätter schon Unterbilanz und negativen Wanddruck hatten, obwohl sie noch nicht welk erschienen. Über den Wurzeln des Versuchsbaumes war auf der einen Seite eine Grasdecke, weshalb der Boden ganz frisch blieb. Seine Saugkraft betrug 1,32 Atm. Auf der anderen Seite bestand der Boden aus einem Kies- und Sandgemisch. Die Oberfläche enthielt etwa 1,8 % Wasser und hatte eine Saugkraft zwischen ca. 55 bis 60 Atm.

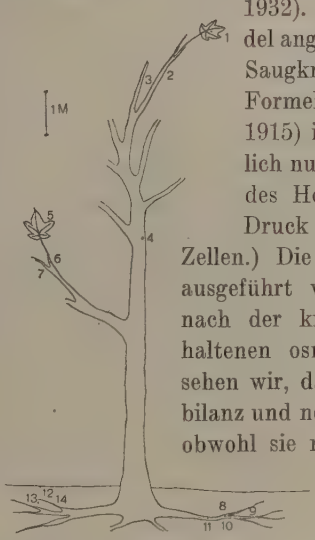


Fig. 1. Skizze der Versuchsanstellung über die Verteilung der Saugkraft.

In 7 cm Tiefe enthielt der Boden ca. 6% Wasser. Die Saugkraft des Bodens betrug 5,86 Atm., diejenige der Würzelchen 6,70. Nach mikroskopischer Untersuchung waren die Zellen noch am Leben.

Es ist wichtig zu erforschen, wie sich der Holzteil im Unterbilanzzustand verhält. Dixon (1924) und Renner (1915) haben bis 30 Atm. Zugkraft gefunden.

Ich habe darüber einige Saugkraftmessungen an Zweigen ausgeführt, die ich nach dem Abschneiden bis annähernd zum letalen Punkt austrocknen ließ. Bei den noch am Leben gebliebenen Exemplaren betrug die Zugkraft für Laubholz (Eiche, Buche, Pflaumen 15—19 Atm., für Koniferen (Fichte, Eibe) 22—25 Atm. Bei weiterer Austrocknung würde die Zugkraft sehr steil angestiegen sein. Bei Eiben und Fichten konnte ich bis über 100 Atm. feststellen. Es handelt sich hier nicht nur um

Wasserfäden in den Zellumina, sondern auch um die Imbibitionskraft und die Ausdehnungskraft der Zellwände, wie dies bei Blättern nach dem Abtrocknen der Fall ist (200 Atm. oder mehr). Alle diese Kräfte müssen miteinander im Gleichgewicht stehen. Völlig ausgetrocknetes Holz entwickelt bekanntlich sogar eine Saugkraft von über 2000 Atm.

Es war etwas schwierig, die Lebensschwelle des Holzparenchyms zu bestimmen. Wie groß die an der Lebensgrenze vorhandene Saugkraft ist, konnte nicht genau festgestellt werden. Nach den von Malin (1932) und den anderen Autoren ausgeführten Berichten besitzen in welkenden Blättern die an der Gefäßbündelgrenze befindlichen Parenchymzellen geringere Saugkraft als die nach außen liegenden.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß sich die hohe Saugkraft der Blätter (bis zu 70 Atm. und mehr) nicht in vollem Maße auf die Holzkörper der Zweige übertragen. Wenigstens ist das nicht innerhalb der Versuchszeit der Fall, offenbar deshalb, weil der Fortpflanzung der Kräfte sehr hohe Reibungswiderstände entgegenstehen.

5. Saugkräfte der Mistel und ihrer Wirtpflanzen.

Nach Korstian (1924) weist der Parasit immer einen höheren osmotischen Druck auf als seine Wirtspflanze.

Eigene Bestimmungen der Saugkräfte der Mistel auf Birke und Flieder hatten folgende Ergebnisse:

Tabelle 31.

Saugkraft (Sz) und osmotischer Wert (Si = 0) der Mistel und ihres Wirtes.

Pflanzenarten	Sz in Atm. (hygroskop.)	Si in Atm. (kryoskop.)	W
Mistel (Viscum album)	15,54	16,6	+ 1,06
Betula verrucosa.....	15,72	15,3	- 0,42
Mistel (Viscum cruciatum)	16,75	17,9	+ 1,15
Syringa vulgaris	15,13	16,7	+ 1,57

Beim Flieder übertrifft die Saugkraft der Zelle und des Zellinhaltes des Parasiten die entsprechenden Kräfte der Wirtspflanze. Bei Birke ist das nur für Si deutlich, während Sz beim Parasiten etwas geringer gefunden wurde als beim Wirt. Jedoch liegt der Unterschied innerhalb der Fehlergrenze, so daß daraus keine sicheren Schlüsse gezogen werden können.

6. Osmotischer Wert der Markstrahlen.

Der Wassergehalt nimmt bei den Nadelhölzern von der Peripherie des Splintes nach dem Bauminnern ab. Die Schwankungen des Wassergehaltes der äußeren Holzringe sind während des ganzen Jahres ziemlich gering. Nach dem Bauminneren nehmen sie dagegen sehr stark zu. Die jüngsten Jahrringe sind gänzlich mit Wasser gefüllt, während in dem älteren Splint sich die Wasserfäden netzförmig ausbreiten und von Lufträumen durchsetzt sind (Langner 1931). Wenn die entleerten Gefäßteile von Zeit zu Zeit wieder gefüllt werden, können sie weiteres Wasser liefern. Nach einigen Autoren sind diese Teile des Holzkörpers als Wasserspeicher anzusehen. Wie die entleerten Gefäße wieder nachgefüllt werden können, hat Münch (1930, S. 176) an Hand der Darlegung Knys (1909) erörtert. Nach dieser Anschauung muß in den Markstrahlen Wasser von außen nach innen strömen und dort in die Holzbahnen abgeschieden werden, wenn die osmotischen Werte der Markstrahlzellen von außen nach innen abnehmen. Zur Prüfung dieser Theorie habe ich verschiedene Holzschnitte mit Rohrzuckerlösung (Kny mit Salpeterlösung) untersucht. Folgende zwei Tabellen stellen die Hauptergebnisse dar.

Tabelle 32.

Osmotischer Wert der Markstrahlzellen einiger Laubhölzer.
Januar 1935.

Pflanzenarten	Jahrringe von außen	Gitter-Palisaden	ungegitterte Palisaden	Merenchym
		Atm.	Atm.	
Salix pentandra × fragilis	10	25,6	12,4	9,6
	5	24,5	16,6	14,4
	2	24,4	18,4	20,2
	Rinde	—	24,5	18,4
Populus canadensis	6	27,6	10,5	16,5
	4	28,2	18,7	17,6
	2	27,8	18,7	20,2
	Rinde		25,5	20,1
Aesculus hippocastanum	9	31,3	13,3	9,3
	5	29,5	20,4	17,6
	2	30,4	28,6	25,7
	Rinde	—	32,4	22,5

Tabelle 33.

Osmotischer Wert der Markstrahlzellen einiger Nadelhölzer.
Januar 1935.

Pflanzenarten	Jahrringe von außen	Parenchmym	Kantparenchym	Markstrahltracheid
Picea excelsa	8 2	25,2 36,4	—	vorhanden
Pinus silvestris	8 2	22,2 36,2	—	vorhanden
Pseudotsuga Douglasii	5 2	22,4 27,3	—	vorhanden
Abies alba	7 2	23,4 35,4	15,2 22,4	—
Taxus baccata	11 2	24,3 29,5	16,9 22,6	— —

Bei den Markstrahlen von Laubholz werden nach Kny Merenchym- und Markstrahlpalisadenzellen unterschieden. Nach Tabelle 32 besitzen die gegitterten Palisadenzellen viel höheren osmotischen Wert als das Merenchym. Bei 10jährigen Zweigen konnten bei gegitterten Palisaden in verschiedenen Jahrringen keine großen Unterschiede beobachtet werden. (Bei manchen innen liegenden Zellen etwas höherer osmotischer Wert.) Dagegen besitzen die Merenchymzellen der äußeren Ringe stets viele Atm. mehr als die der inneren. Bemerkenswert ist, daß manche Rindenmarkstrahlzellen geringeren osmotischen Wert aufweisen als die Gitterpalisaden des Holzmarkstrahls. Es ist höchst wahrscheinlich, daß sie mit dem Kambium in Verbindung stehen und diesem gelöste Stoffe zuführen. Zwischen den Merenchymzellen befinden sich luftgefüllte Interzellularräume.

In den Markstrahlen besitzen die Eibe und die Tanne nur Parenchymzellen. Bei den Kiefern, Fichten und Douglasien sind die Rand- oder Kantzellen tracheidal und deshalb auch als Markstrahltracheiden bezeichnet.

Der osmotische Wert der Markstrahlparenchymzellen (Tabelle 33) nimmt deutlich nach innen ab. Die Kantenparenchymzellen besitzen niedrigeren osmotischen Wert als die mittleren Zellen. Der Zellsaft ist dünn und führt meist Kalziumoxalatkristalle, welche denjenigen der Markstrahltracheiden bei Fichte und Douglasien sehr ähnlich sind. Solche Randparenchymzellen sind phylogenetisch mit Markstrahltracheiden verwandt und dürften wie diese zur Wasserleitung in radialer Richtung

dienen. Wie die Merenchymzellen bei Laubhölzern nehmen sie hinsichtlich des osmotischen Wertes auch nach innen zu ständig ab, was zum allmählichen Auffüllen des inneren, entleerten Holzteiles mit Wasser sehr wichtig ist.

Die Markstrahlen und besonders das Merenchym in den inneren Jahrringen der Zweige enthalten eine große Menge Stärkekörnchen. Nach mehrstündigem Liegen wurden nochmals Zweige untersucht. Die Stärkekörnchen waren in Zucker umgewandelt und dementsprechend der osmotische Wert angestiegen, und zwar bei Nadelhölzern noch mehr als bei Laubhölzern.

Die Beobachtungen von Kny wurden demnach bestätigt und dahin erweitert, daß die von Münch geforderte Druckdifferenz in den Markstrahlparenchymzellen, bei den Merenchymzellen, von außen nach innen im Stamm in der Tat besteht. Damit ist auch Münchs Theorie der Wiederauffüllung der bei Wassermangel entleerten inneren Jahrringe gestützt.

III. Zusammenfassung.

1. Die Laubblätter haben bei voller Wassersättigung einen Wassergehalt von durchschnittlich etwa 190%, die Nadelblätter von etwa 157% der Trockensubstanz, jedoch mit großen Abweichungen nach Pflanzenart. Sinkt dieser Wassergehalt durch Austrocknung auf etwa ½—⅓, so beginnen die Blätter durch Vertrocknung zu sterben. Der Wassergehalt beträgt dann durchschnittlich etwa 77% bzw. 70% der Trockensubstanz. Das Wasserdefizit an der Grenze des tödlichen Austrocknungsgrades ist 5—8mal so groß wie das Wasserdefizit beim natürlichen, „normalen" Zustand im Freien. Auch nach ausgesprochener Trockenzeit im Winter wie im Sommer steigt das Wasserdefizit von Baumblättern nicht annähernd bis zu dieser tödlichen Grenze. Die Grenze des tödlichen Abtrocknungsgrades kann etwas verändert werden durch die Geschwindigkeit der Austrocknung und auch der Wiederanfeuchtung.

2. Es wurde die Saugkraft der Zelle und des Zellinhaltes hygroskopisch mittels Kapillarmethode untersucht.

Die Wassersättigung der Blätter geht auch bei künstlicher Wasserzufuhr und Unterdrückung der Verdunstung nie so weit, daß die Zellsaugkraft gleich Null würde.

Bei künstlicher Austrocknung steigt der osmotische Druck des Zellsaftes bei den meisten Nadelholzarten durch Neubildung osmotisch

wirksamer Substanz mehr, bei den meisten Laubholzarten durch Veratmung oder Rückbildung weniger als der einfachen Eindickung des Zellsaftes entspricht. Die Zellsaugkraft steigt bei Wasserverlust viel rascher als die Saugkraft des Zellinhalts. An der Grenze des tödlichen Wassermangels beträgt die Zellsaugkraft der Blätter im Sommer wenigstens 50 bis 70 Atm., im Winter bis etwa 300 Atm., die Saugkraft des Zellinhaltes dagegen niemals über 50 Atm. Es besteht also bei Wassermangel ein hoher negativer Wanddruck, nicht nur bei derben Nadelblättern, sondern auch bei zarten Laubblättern. Daraus wird geschlossen, daß die Saugkraft der Transpiration schon im Blattparenchym mechanische Saugspannungen erzeugt, die bei abnorm starkem Wasserverlust den osmotischen Druck weit übertreffen können, sich durch die Kohäsionskraft auf die Leitungsbahnen übertragen und zum Antrieb des Transpirationsstromes dienen.

Ebenso wie der Wassergehalt sind auch die Saugkräfte der Baumblätter, besonders des Zellinhaltes, in der Natur nur geringen Schwankungen bei wechselndem Wetter ausgesetzt. Die Bäume halten durch Regulierung der Wasserabgabe und der Wasseraufnahme und durch Verbrauch oder Speicherung von Reservewasser im Stamm ihre Saugkräfte ziemlich unabhängig von der jeweiligen Feuchtigkeit.

Auch bei normaler, natürlicher Vegetation ist der Turgor und Wanddruck in Baumblättern auffallend gering, besonders in den höheren Baumteilen, manchmal sogar negativ. Bei abnormer künstlicher Erhöhung des Wassergehaltes bis zur höchstmöglichen Sättigung scheint der Turgor nur wenig zu steigen. Bei Laubhölzern wirkt auch Regenwetter nicht merklich turgorsteigernd.

Vergleichende Untersuchungen der Saugkräfte an Bäumen unter verschiedenen Umständen bestätigten und ergänzten frühere Befunde hinsichtlich der Ansatzhöhe der Blätter, des Licht- und Schattenblattcharakters, der Tages- und Jahreszeit usw. Je Meter Baumhöhe stieg der osmotische Druck nur wenig, die Zellsaugkraft der Blätter dagegen bedeutend, bei Laubhölzern durchschnittlich um 1,16 Atm., bei Nadelhölzern um das Doppelte.

In jungen wachsenden Früchten und Knospen wurde der Wanddruck und Turgor ausnahmslos negativ angetroffen. Die Pfeffersche Theorie des aktiven, vom Turgor unabhängigen Wachstums der Zellwand durch Intussuszeption erhält damit eine Stütze. Weitere Untersuchungen, besonders über den Fehlerbereich der Methode, sind notwendig. Wanddruck, osmotischer Druck und Zellsaugkraft in wachsen-

den Organen sind geringer als in Blättern, was mit der Druckstromtheorie in Einklang steht.

Ebenso stimmt die Verteilung der osmotischen Kräfte in den Markstrahlen mit den Erfordernissen der Wasserbewegung im Holz nach der Druckstromtheorie überein.

Bei Durchführung dieser Arbeit ist mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Dr. E. Münch, der Vorstand des Forstbotanischen Instituts in München, jederzeit fördernd und beratend zur Seite gestanden; ihm gebührt mein aufrichtigster Dank. Von ihm erhielt ich die wertvollsten Anregungen.

An dieser Stelle danke ich außerdem sämtlichen Mitarbeitern dieses Instituts für ihre tatkräftige Unterstützung, die sie mir zuteil werden ließen.

Literatur.

Abbema, T. van, Das Transfusionsgewebe in den Blättern der Coniferae, Cycadinae, Ginkgoinae. Rec. d. Trav. bot. Néerl. **31,** 309—390 (1931). — Behrens, J., Über die anatomischen Beziehungen zwischen Blatt und Rinde der Koniferen. Dissertation o. O. (1886). — Behrens, Walter U., Mathematische Methoden für Versuchsanstalten. Stuttgart 1933. — Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie. 4. Aufl., Bd. I. Jena 1924. — Brauner, L., Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. Bd. II (1932). — Büsgen-Münch, Bau und Leben unserer Waldbäume. 3. Aufl. Jena 1927. — Dixon, H. H., The transpiration stream. London 1924. — Ders., Über die Saugkraft. Ber. d. D. Bot. Ges. **48,** 428—430 (1930). — Gehler, G., Über das gegenseitige Verhalten von Saugkraft und Grenzplasmolysewert. Diss. Freiburg (Schweiz) 1930. — Gradmann, H., Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums, I. Jahrb. f. wiss. Bot. **69,** 1—100 (1928). — Ders., Untersuchungen über die Abhängigkeit der Transpiration und des Welkens von den Wasserverhältnissen des Bodens. Ebenda **76,** 558—663 (1932). — Ders., Über die Messung von Bodensaugwerten. Ebenda **80,** 92—111 (1934). — Grahle, A., Vergleichende Untersuchung über strukturelle und osmotische Eigenschaften der Nadeln verschiedener Pinus-Arten. Ebenda **87,** 203—294 (1933). Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. Leipzig 1924. — Heinricher, E., Über einige im Laube dikotyler Pflanzen trockenen Standortes auftretende Einrichtungen usw. Bot. Zentralbl. **22,** 25—30, 56—61 (1885). — Hayoz, Cl., Beiträge zur Kenntnis der Saugkraft des Efeublattes. Dissertation Freiburg (Schweiz) 1922. — Holle, H., Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora **108,** 73—126 (1915). — Huber, Br., Transpiration in verschiedener Stammhöhe. Zeitschr. f. Bot. **15,** 465—471 (1923). — Ders., Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. **64,** 1—120 (1925). — Ders., Die Trockenanpassungen in der Wipfelregion der Bäume und ihre Bedeutung für das Xerophytenproblem. Journ. of Ecol. **19,** 283—291 (1931). — Ders. und Höfler, K., Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot. **73,** 351—511 (1930). — Iljin, W. S., Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen. Flora **116,** 360—378 (1923). — Ders., Der Ein-

fluß der Standortsfeuchtigkeit auf den osmotischen Wert bei Pflanzen. Planta **7,** 45—58 (1929). — Ders., Standortsfeuchtigkeit und der Zuckergehalt in den Pflanzen. Ebenda **7,** 59—71 (1929). — Der Einfluß des Welkens auf den Ab- und Aufbau der Stärke in der Pflanze. Ebenda **10,** 170—184 (1930). — Ders., Die Ursachen der Resistenz von Pflanzenzellen gegen Austrocknen. Protoplasma **10,** 379—414 (1930). — Ders., Über Öffnen der Stomata bei starkem Welken der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **77,** 220—251 (1932). — Ders., Über das Absterben der Pflanzengewebe durch Austrocknung und über ihre Bewahrung vor dem Trockentode. Protoplasma **19,** 414—442 (1933). — Ders., Die Veränderung des Turgors der Pflanzenzellen als Ursache ihres Todes. Protoplasma **22,** 299—311 (1935). — Iwanow, L., Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter. Ber. d. D. Bot. Ges. **42,** 44—49, 210—218 (1924). — Ders., Zur Kenntnis des Wurzeldrucks bei den Holzgewächsen. Ebenda **43,** 373—378 (1925). — Kisselew, N. W., Zur Frage des Stärkeabbaues beim Welken der Blätter. Planta **4,** 606—616 (1927). — Korstian, C. F., Density of cellsap in relation to environmental conditions in the Wasatch Mountains of Utah. Journ. Agr. Res. **28,** 845—907 (1924). — Kny, L., Der Turgor der Markstrahlzellen. Landw. Jahrb. **38,** Erg.-Bd. **V,** 375—391 (1909). — Kostytschew, S., Pflanzenphysiologie. Bd. I. Berlin 1926. — Ders. und Went, F. A. F. C., Pflanzenphysiologie. Bd. II. Berlin 1931. — Langner, W., Die Wasserverteilung im Stammholz der Fichte und ihre Veränderungen. Bot. Arch. **34,** 1—80 (1932). — Mahlert, A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Koniferen. Dissertation. Leipzig 1885. — Malin, P. B., Zur Kenntnis der Saugkraft der Koniferennadeln. Protoplasma **14,** 360—460 (1932). — Molisch, H., Über den Einfluß der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. Ber. d. D. Bot. Ges. **39,** 339—344 (1921). — Mothes, K., Die Wirkung des Wassermangels auf den Eiweißumsatz in höheren Pflanzen. Ebenda **48,** 59—67 (1928). — Münch, E., Stoffbewegungen in den Pflanzen. Jena 1930. — Ders., Winterschäden an immergrünen Gehölzen. Forschungen und Fortschritte **9,** 381—382 (1933). — Neger und Fuchs, J., Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen. Jahrb. f. wiss. Bot. **55,** 608—668 (1916). — Netolitzki, Das trophische Parenchym. In Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie. Berlin 1935. — Oppenheimer, H., Kritische Betrachtungen zu den Saugkraftmessungen von Ursprung und Blum. Ber. d. D. Bot. Ges. **48,** 130—140 (1930). — Ders., H. R., Über Zuverlässigkeit und Anwendungsgrenzen der üblichsten Methoden zur Bestimmung der osmotischen Konzentration pflanzlicher Zellsäfte. Planta **16,** 467—517 (1932). — Ders., Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Ber. d. D. Bot. Ges. **50 a,** 185—245 (1932). — Ders., Untersuchungen zur Kritik der Saugkraftmessungen. Planta **18,** 525—549 (1933). — Pisek, A. und Cartellieri, E., Zur Kenntnis des Wassergehaltes der Pflanzen. 1. Sonnenpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **75,** 195—251 (1932). — Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie II. 1904. — Pfeiffer, M., Der osmotische Wert in Bäumen. Planta **19,** 272—278 (1933). — Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **43,** 89—144 (1906). — Ders., Die Bedeutung der Zellwand für den Wasserhaushalt der Pflanzen. „Die Naturwissenschaften" **19,** 697—702 (1931). — Ders., Untersuchung über Turgordehnung und Membranbeschaffenheit. Jahrb. f. wiss. Bot. **74,** 749—796 (1931). — Regli, P. E., Zur Kenntnis der Saugkraft von Laubholzgewächsen. Beih. z. Bot. Zentralbl. **51,** 541—618 (1933). — Renner, O., Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. **56,** 617—666 (1915). — Ders., Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Kleinepiphyten mit einem

Anhang: Zu den osmotischen Zustandsgrößen. Planta **18,** 215—287 (1933). — Ders., Wasserzustand und Saugkraft. Planta **19,** 644—647 (1933). — Schmidt, G., Baumgrenzenstudien am Feldberg im Schwarzwald. Tharandter Forstl. Jahrb. 1936, 1. — Schröder, D., Über den Verlauf des Welkens und die Lebenszähigkeit der Laubblätter. Dissertation. Göttingen 1909. — Stefanoff, B., Studium über den Zustand und die Schwankungen des Wassergehaltes in den Blättern und Zweigen einiger Holzpflanzen. Forstw. Zentralbl. **53,** 784—799, 827—835 (1931). — Steiner, M., Zum Chemismus der osmotischen Jahresschwankungen einiger immergrüner Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. **87,** 564—622 (1933). — Stiles, W., Permeability. New Phyt. Reprint, Nr. 13, 1924. London. — Thren, R., Jahreszeitliche Schwankungen des osmotischen Wertes verschiedener ökologischer Typen in der Umgebung von Heidelberg. Zeitschr. f. Bot. **26,** 450—526 (1933). — Tumanow, J. J., Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürreresistenz. Planta **3,** 391—480 (1927). — Ursprung, A. und Blum, G., Zur Kenntnis der Saugkraft, I. Ber. d. D. Bot. Ges. **34,** 539—554 (1916). — Dies., Zur Kenntnis der Saugkräfte, II. Ber. d. D. Bot. Ges. **36,** 577—599 (1918). — Dies., Zur Kenntnis der Saugkräfte, III. Ebenda **37,** 453—462 (1919). — Dies., Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **63,** 1—109 (1924). — Dies., Zwei neue Saugkraftmessungsmethoden. Ebenda **72,** 254 bis 344 (1930). — Vesque, J., Essai d'une monographie anatomique et descriptive de la tribu des capparées. Ann. des sc. nat. sér. **6** t. bot. XIII, 47—135 (1882). — Walter, H., Protoplasma und Membranquellung bei Plasmolyse. Jahrb. f. wiss. Bot. **62,** 145—213 (1923). — Ders., Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Naturw. und Landw., Heft 9. Freising 1926. — Ders., Die Bedingung des Wassersättigungszustandes für die CO_2-Assimilation der Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. **46,** 530—539 (1928). — Ders., Saugkraft oder osmotischer Wert? Zeitschr. f. Bot. **23,** 74—83 (1930). — Ders., Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes. In Abderhaldens „Handb. d. biol. Arbeitsm.", Abteilung XI, Teil 4, Heft 2 (1931). — Ders., Die Hydratur der Pflanze. Jena 1931. — Ders., Zur Klärung des Hydraturbegriffes. Planta **19,** 636—643 (1933). — Ders. und E., Ökologische Untersuchungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen aus der Umgebung des Balatons (Plattensees) in Ungarn während der Dürrezeit 1928. Planta **8,** 571—624 (1929). — Ders. und Thren, R., Die Berechnung des osmotischen Wertes auf Grund von kryoskopischen Messungen und der Vergleich mit Saugkraftbestimmungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **80,** 20—35 (1934). — Ders. und Weismann, O., Über die Gefrierpunkte und osmotischen Werte lebender und toter pflanzlicher Gewebe. Jahrb. f. wiss. Bot. **82,** 273—310 (1935). — Wetzel, K., Die Wasseraufnahme der höheren Pflanzen gemäßigter Klimate durch oberirdische Organe. Flora **117** (1924). — Zeidler, Ein Beitrag zur Klärung forstlicher Winterschäden. Diplomarbeit der Forstl. Hochsch. Tharandt; unveröffentlicht.

Über eine Lemna mit regelmäßig homodromer und antidromer Verzweigung.

Von **Eduard Boecker**, Berlin-Treptow.

Die Wasserlinsen, über deren eigenartige Verzweigungsart kurz berichtet werden soll, traf ich im Oktober 1919 zum ersten Male in meinen Zimmeraquarien an. Sie fielen mir damals durch ihre zierlichen, kreuz- oder sternförmigen auf dem Wasser schwimmenden Sproßverbände und die ausgesprochen länglichen, in etwa an *Lemna valdiviana* erinnernden hellgrünen Sprosse auf. Die Pflänzchen, deren Herkunft vorläufig ungeklärt blieb, hielten sich sowohl in den Zimmeraquarien, in denen sie sich kräftig vermehrten, als auch in Behältern, die auf einer nach NW offenen Loggia standen, bis zum Jahre 1923. Ob sie dann allmählich eingingen oder bei Neueinrichtung der Aquarien verloren gingen, ist mir nicht mehr erinnerlich.

Zum zweiten Male traf ich die Pflänzchen im April 1926 an, in einer aus den Aquarien der Berliner Tierhandlung Scholze & Pötzschke stammenden Wasserlinsenprobe. Dieser Fund läßt es als möglich erscheinen, daß die zuerst beobachteten Pflänzchen ebenfalls aus der Handlung stammten und mit Wasserpflanzen, die ich im Sommer 1919 von dort bezogen hatte, in meine Gläser gelangt waren. Später fand ich sie noch zweimal (1927 und 1929) in Proben der gleichen Herkunft und schließlich auch in einer im August 1929 von der Aquarienhandlung Harster in Speyer bezogenen Probe.

Nach ihrem morphologischen Typus gehören die Pflänzchen zu der Gattung *Lemna*. Wie bereits erwähnt, sind die Sprosse in der typischen Form ausgesprochen länglich. Länge : Breite war z. B. bei den Muttersprossen von drei wahllos untersuchten Pflänzchen des Materials von 1926 in mm 3,77 : 1,78; 3,44 : 1,53; 3,44 : 1,66. Bei manchen Sprossen betrug das Verhältnis Länge : Breite fast 3 : 1. Auffallend ist die starke Asymmetrie. Sie erstreckt sich hauptsächlich, oft nahezu ausschließlich, auf das Grundglied, dessen Konfiguration an diejenige bei *L. valdiviana* erinnert. Die Sprosse sind dünn. Ihre stumpf hellgrüne Rückenfläche ist bis auf eine Reihe von niedrigen, bisweilen kaum merkbaren papillenförmigen Erhebungen längs des Mittelnerven flach. Endsporn, Seitennerven fehlen. Die blaßgrüne Unterfläche ist ebenfalls ganz flach. Die eine Wurzel ist relativ kräftig, die Wurzelscheide ein zarter ungeflügelter Zylinder. Die Wurzelhaube ist von charakteristischer, etwa an ein Infanteriegeschoß erinnernder Form. Ihr größter Durchmesser liegt etwas

basalwärts von der Mitte. Im distalen Drittel verjüngt sie sich zu einem stumpf endigenden Konus. Dauersprosse habe ich nicht beobachtet. Blühende Sprosse traten im Sommer 1923 vereinzelt auf; doch kam es wohl nicht bis zur Samenreife (Beobachtung damals nicht lückenlos).

Was nun die besondere Verzweigungsart dieser Pflänzchen angeht, die mich zu der vorliegenden Mitteilung veranlaßt, so ist die Sproßfolge bekanntlich bei sämtlichen bisher untersuchten Arten der Gattungen *Lemna* und *Spirodela* regelmäßig homodrom. Alle von einem rechtsgeförderten (weiterhin als rg bezeichnet) Sproß durch Verzweigung abstammenden Tochter-, Enkel- usw. Sprosse sind wieder rg, gleichgültig, ob sie aus der Tasche der geförderten rechten Seite stammen oder aus der nicht geförderten linken. Ebenso sind die Sprossungsnachkommen eines lg Sprosses stets wieder lg. Ausnahmen von dieser Regel kommen nur äußerst selten vor, am ehesten anscheinend noch bei *L. trisulca*. Hegelmaier erwähnt einen Fall von Antidromie bei dieser Art als bemerkenswerte Ausnahme. Die nähere Untersuchung ergab, daß sich die Verzweigung späterhin homodrom fortsetzte. Goebel stellte in einer bei schwachem Licht gehaltenen *L. trisulca*-Kultur bei einigen Sprossen antidrome Verzweigung fest. Ich sah sie bei jahrelanger Beschäftigung mit verschiedenen Arten von *Lemna* und *Spirodela* nur ganz vereinzelt, ebenfalls bei *L. trisulca*.

Im Gegensatz zu der für alle bekannten Arten von *Lemna* und *Spirodela* geltenden Regel der homodromen Verzweigung erfolgte sie bei der hier vorliegenden *Lemna* regelmäßig sowohl homodrom als auch antidrom. Der aus der Tasche der geförderten Seite eines Sprosses hervorwachsende Tochtersproß zeigt stets ein in dem gleichen Sinne wie bei seinem Muttersproß gefördertes Wachstum. Er stellt also eine homodrome Verzweigung dar. Der aus der Tasche der nicht geförderten Seite des Muttersprosses hervorgewachsene Sproß zeigt dagegen stets ein im entgegengesetzten Sinne gefördertes Wachstum. Er stellt mithin eine antidrome Verzweigung dar. Somit entsteht in der rechten Tasche jedes rg Sprosses stets ein rg Sproß, in seiner linken Tasche stets ein lg Sproß. In der rechten Tasche jedes lg Sprosses entsteht stets ein rg Sproß, in seiner linken Tasche stets ein lg Sproß. Allgemeiner gesagt, ist also jeder aus einer rechten Tasche eines beliebigen Sprosses hervorgewachsene Sproß rg, jeder aus einer linken Tasche hervorgewachsene lg. Diese eigenartige Verzweigungsart wurde bei allen Nachkommen jedes daraufhin untersuchten Sprosses immer wieder beobachtet. Sie ließ sich auch bei jedem beliebig herausgegriffenen Pflänzchen, soweit es überhaupt genügend verzweigt war, feststellen.

Es ist vielleicht nicht unangebracht, zu betonen, daß es sich bei der antidromen Verzweigung der vorliegenden Pflänzchen nicht etwa um jene nur scheinbare Antidromie handelt, wie sie z. B. bei *L. trisulca* infolge entsprechender Umrißform des aus der Tasche der nicht geförderten Seite des Muttersprosses hervorwachsenden Sprosses vorübergehend vorliegen kann. Ob ein Sproß rg oder lg war, wurde nach folgenden Merkmalen festgestellt: Sproßform (Umriß, Krümmung der Mittelachse); Lage und Verlauf des Mittelnerven; Größenverhältnis der Tochtersprosse in den beiden Taschen. Zu letzterem Merkmal möchte ich noch Folgendes erwähnen. Sowohl bei *Lemna* als auch bei *Spirodela* läßt sich an gefärbten und in Kanadabalsam eingebetteten Totalpräparaten der Sinn der Asymmetrie bereits in einem sehr frühen Entwicklungsstadium der Sprosse feststellen, nämlich an der verschiedenen Größe ihrer Tochtersproßknospen. Bei den vorliegenden Pflänzchen war dies vielfach schon bei Knospen möglich, die erst 0,095 : 0,073 bis 0,123 : 0,114 mm groß waren. Der Sinn der Asymmetrie entsprach dann jedesmal der oben angegebenen Regel. Die Antidromie ist mithin bereits auf einem frühen Knospungsstadium festzustellen, und man darf wohl annehmen, daß sie von Anfang an festgelegt ist.

Ob es sich bei dem besonderen Verzweigungstypus um eine etwa im Verlaufe längerer Aquarienzüchtung entstandene vegetativ vererbbare Anomalie handelt oder ob, wie ich es für wahrscheinlicher halte, in den Pflänzchen eine bisher nicht bekannte Art vorliegt, der dieser Verzweigungstypus eigentümlich ist und die vielleicht mit ausländischen Pflanzen oder Tieren in die Aquarien der Handlungen gelangte, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Die Pflänzchen sind in meinen Aquarien sonst nie aufgetreten; auch habe ich sie in zahlreichen im Freien eingesammelten Proben (seit dem Weltkriege 366 Proben aus 157 Gewässern in Deutschland) niemals angetroffen. In diesem Zusammenhang ist es von Interesse, daß in den Proben aus der Berliner Handlung 1926—1929 eine sicher nicht heimische Wasserlinse vertreten war: die auf der südlichen Halbkugel weit verbreitete *Spirodela oligorrhiza* Kurz (im Sinne von Hegelmaier erweitert). Diese Pflänzchen haben sich in meinen Aquarien sowohl im Zimmer als auch auf der Loggia bis heute gehalten. Geblüht haben sie in mehreren Jahren, doch habe ich nur bei einem einzigen Sproß einen fertig ausgebildeten Samen festgestellt.

Literatur.

1) Hegelmaier, Die Lemnaceen. Monographie 1868.
2) Goebel, Flora N. F. **14**, S. 278 (1921).

Kurze Mitteilungen über Oenothera.

I. Über eine dominante, semiletale Mutation (taeniata) im flavens-Komplex der Oenothera suaveolens.

Von **O. Renner.**

Mit 7 Abbildungen im Text.

Die Herkunft der Sippe, in der die Mutation auftrat, ist leider etwas dunkel. Im Jahre 1919 hatte mein damaliger Mitarbeiter F. Oehlkers eine *Oenothera muricata* mit dem Pollen eines Abkömmlings der *O.* (*suaveolens* × *muricata*) *flavicurva* belegt, den er als „*suavigracilis* ohne Tupfen" bezeichnet hatte. *Suavigracilis* ist der frühere Name für *flavicurva*, und die Aufspaltung in der Nachkommenschaft der Kreuzung *suaveolens* × *flavicurva* (vgl. Renner 1925, S. 5ff.) war uns damals noch sehr unklar. Nach allen späteren Erfahrungen muß die „*suavigracilis* ohne Tupfen" eine B-*albicurva* gewesen sein (vgl. l. c. S. 8ff., Fig. 3, 4), und die aus *muricata* ♀ gewonnene Form, die ich aus dem von Herrn Oehlkers geernteten Samen im Jahre 1920 selber aufzog, war eine B m r-*muricata* (vgl. l. c. S. 13ff., Fig. 10). Die Blattbreite war nicht einheitlich, die Pflanzen kamen aber nicht alle zum Schießen. Von hier an ist der Stammbaum bekannt. Eines der B-*muricata*-Individuen (über die Blattbreite ist nichts vermerkt) wurde selbstbestäubt, und die Nachkommenschaft spaltete nach der Blattbreite so auffällig (Beleg Nr. 634), wie ich bis dahin bei *Oenothera* noch nicht beobachtet hatte. Wegen der mangelhaften Kenntnis der Vorgeschichte verfolgte ich die Familie, mit der einige Kreuzungen ausgeführt worden waren, zunächst nicht weiter, sondern suchte die spaltende Verbindung wieder herzustellen, aber ohne Erfolg. Weder B m-*muricata*, noch B M-*muricata*, noch auch b m-*muricata* zeigten die Spaltung. Deswegen griff ich 1924 auf das alte Material zurück. Ein breitblättriges Individuum der F_2 von 1921 verhielt sich bei Selbstbestäubung, bei Kreuzung mit *biennis* ♂, mit *muricata* ♂, mit *suaveolens* ♀ wie typische B m-*muricata*, zeigte keine Spur von Spaltung (Nr. 692—695). Ein schmalblättriges dagegen brachte bei Selbstbestäubung (Nr. 635, Fig. 1) und als Vater bei Kreuzung mit normaler *muricata* (Nr. 650) lauter schmalblättrige Nachkommen, als

Mutter bei Kreuzung mit normaler *muricata* (Nr. 645) lauter normale *muricata*. In den schmalblättrigen Individuen der F_2 war also der Pollenkomplex B-*curvans* mutativ derart verändert, daß die Blattbreite unter die von b-*curvans* hervorgebrachte (in der normalen *muricata*) hinuntergedrückt wurde (vgl. Fig. 2 a—c). Der Eizellenkomplex *rigens* war dabei unverändert, der Mutationscharakter also dominant.

Fig. 1. Ta-*muricata* F_2, typisches Individuum. 18. Aug. 1924/114.

Die sehr geringe Blattbreite, nach der der Name *taeniata* (Ta), bandförmig, gewählt wurde, ist nicht die einzige Besonderheit der Mutante. Während der Blattrand bei B-*muricata* sehr gleichmäßig geschwungene Linien mit fast unmerklicher Zähnelung zeigt, ist er bei der Mutante grob gezähnt und oft ganz unregelmäßig ausgefressen. Ähnliche Formdefekte zeigen mitunter auch die Kronblätter. Dazu kommt eine durch kleine Buckel und Falten feinblasige Beschaffenheit der Blattoberflächen, die durch Unregelmäßigkeiten der Mesophyllbildung, besonders in dem abnormal lockeren, großzelligen Palisadengewebe, hervorgerufen ist. Die Stengel sind viel schwächer und niedriger, sparriger verzweigt, weniger behaart. Die Antheren sind arm an Pollen, die Früchte klein und wenigsamig. Das Maß der Abweichung von der normalen Ausbildung ist sehr wechselnd, und je ausgeprägter der Mutationscharakter in der Gestaltung der Blätter ist, um so mehr ist auch der Wuchs im ganzen gestört. Alles in allem liegt eine ausgeprägt pleiotrope Defektwirkung vor, die ihre Wurzel wohl in der Störung der Gewebebildung hat.

Fig. 2. Stengelblätter: *a muricata*; *b* B m-*muricata*, Rückschlag aus Ta-*muricata* 9. Gen., 1933/27; *c* Ta-*muricata* 9. Gen.; *d* und *e* Rosettenblätter von (*cruciata* × Ta-*muricata*) Ta-*picticurva*, 1926/102; *f* und *g* 2 wenig defekte Stengelblätter von (Ta-*flavicurva* × R-*biennis*) Ta-*rubiflava*, 1926/109; *h* und *i* 2 stark defekte Rosettenblätter von (*rubiflava* × Ta-*muricata*) Ta-*rubicurva*, 1925/12. Obere Stengelblätter von *flavicurva*: *k* B B; *l* B b; *m* B Ta (davon nicht verschieden b Ta); *n* Ta Ta. Unterste Brakteen: *o* (M Ta-*albiflava* × *suaveolens*) m B-*albiflava*, 1927/203; *p* M Ta-albiflava F_2, 1927/202; *q*—*s* (R-*muricata* × B Ta-*lutescens*) *flavigirida*, 1927/201 (*q* B-*flava*, *r* und *s* Ta-*flava*).

In allen geprüften Verbindungen dominierte der Mutationscharakter. Extrem schmalblättrig war die Verbindung (R-*muricata* × Ta-*muricata*) R Ta-*muricata* = R-*rigens* · Ta-*curvans*, ebenso teilweise die Ta-*flavicurva* aus *rubiflava* (mit *muricata*-Plastiden) × Ta-*muricata* (Nr. 653, Fig. 2 m, 3) auch *pingens* · Ta-*curvans* aus *cruciata* ♀ (Nr. 647, Fig. 2 d, e). Dieselbe Variationsbreite der Blattgestalt wie die Vatersippe zeigten die Verbindungen mit *albicans* (aus *biennis* ♀ und aus *suaveolens* ♀, Nr. 646, 652) und mit *velans* (aus *Lamarckiana* ♀, Nr. 649). Auch der Wuchs war bei all diesen schmalblättrigen Formen so schwach wie bei der Ta-*muricata*. Etwas breitere Blätter hatte die Verbindung mit *rubens* aus *rubiflava* ♀ (Nr. 653, Fig. 2 h, i). Sehr häufig fanden sich, oft an einem und demselben Individuum, sehr verschieden breite Blätter, aber auch bei beträchtlicher Breite kann der Blattrand sehr unregelmäßig und kann die Oberfläche stark blasig sein.

Fig. 3. (*rubiflava* × Ta-*muricata*) Ta-*flavicurva*, zwei Pflanzen mit verschiedener Blattbreite. 1925/12.

Von den genannten Verbindungen spalten die mit *albicans*, R-*rigens*, *rubens*, *velans* (Nr. 654—657, 668—672) nicht, außer nach der Blütengröße; das ist von den B-*curvae* von früher her schon bekannt. Die einzige auffällig spaltende Kombination ist die Ta-*flavicurva* (Nr. 658—667), und zwar werden zwischen M B-*flavens* und m Ta-*curvans* die Faktoren M (roter Blattrand) und B (breites Blatt) getauscht wie zwischen m B-*flavens* und M b-*curvans* (vgl. Renner 1925, S. 5 ff.). Wesentlich ist, daß Ta gegen B getauscht wird. Die Mutation, die in der B-*muricata* manifest wurde, hat also die aus *flavens* stammende B-Gruppe des B-*curvans*-Komplexes betroffen.

Durch Selbstbestäubung der Ta-*flavicurva* (Nr. 659) kann deshalb außer B B-*flavicurva* (Fig. 21) und B Ta-*flavicurva*, die sich wie die Mutter verhält, auch Ta Ta-*flavicurva* gewonnen werden, ebenso aus der Verbindung der Ta-*flavicurva* mit Ta-*muricata* ♂ (Nr. 662, 663). Diese Ta-Homozygote ist zwergig, 10—15 cm hoch, sehr schmalblättrig, auch sonst extrem taeniat, kommt aber doch noch zur Bildung einiger Blüten, die sogar keimfähige Samen bringen (Fig. 4, 2 n). Die Nachkommen sind wieder zwergig, äußerst schwach (Nr. 682).

Der aus Ta-*flavicurva* zu gewinnende Komplex Ta-*flavens* wurde noch mit *albicans* (aus *biennis* ♀, Nr. 666, 667, 673—679), mit b-*curvans* (aus *muricata* ♂, Nr. 661, 680), mit B sp-*flavens* (aus sp-*albiflava* ♀, Nr. 667),

Fig. 4. (Ta b-*flavicurva* × Ta-*muricata*) Ta Ta-*flavicurva*, ganze Pflanze. 19. Aug. 1927/212.

Fig. 5. (R-*muricata* × Ta B-*lutescens*) Ta-*flavirigida*. 5. Aug. 1927/201.

mit *rigens* (aus *muricata* ♀, Nr. 684), mit *rubens* (aus *biennis* ♂, Nr. 660), mit *velans* (aus *Lamarckiana*, Nr. 687) verbunden. Die Ta-*flavens* · b-*curvans* hat kaum noch schmälere Blätter als B-*flavens* · Ta-*curvans*. In Ta-*lutescens* = Ta Sp-*flavens* · B sp-*flavens*, in Ta-*rigiflava* (Fig. 5, 2 r, s) und in Ta-*flavivelutina* ist der *taeniata*-Charakter wieder sehr ausgeprägt. Schwächer kommt er in der *albiflava* (Fig. 2 p) zum Ausdruck, wo viele Individuen fast normal aussehen, und vollends die Ta-*rubiflava* (Fig. 2 f, g) erscheint mit ihren ansehnlich breiten, großen Blättern gar nicht mehr

wie eine *taeniata*, wenn auch bei genauerem Zusehen zahlreiche Blätter die unregelmäßige Zähnung des Randes und die Unebenheit der Flächen zeigen.

Durch Selbstbestäubung der B Ta-*lutescens*, der Ta-*rubiflava*, der Ta-*rigiflava*, ist homozygote Ta Ta-*lutescens* zu gewinnen (Nr. 683, 686, 688 [Fig. 6]). Diese ist noch schwächer als die Ta Ta-*flavicurva*, bis 8 cm hoch, sehr schmalblättrig, und kam nie zur Blüte.

In der Ta-*rigiflava* (Nr. 685, 687) wird Ta nicht zwischen *flavens* und *rigens* getauscht, ebenso in der Ta-*flavivelutina* (Nr. 689—691) nicht zwischen Ta-*flavens* und *velans*. Das stimmt mit den Erfahrungen über das Verhalten von B in diesen beiden Verbindungen überein (vgl. Renner 1925, S. 43, 58ff.), aber die neue Erfahrung ist nicht unwichtig, weil der Erbgang des Ta-Merkmals viel sicherer zu verfolgen ist als der von B.

Fig. 6. Ta Ta-*lutescens* aus Ta-*rubiflava* F_2, ausgewachsene Pflanze im Topf. 1927/206.

Ob Selektion nach der Blattbreite unter dem phänotypisch immer variierenden Material Erfolg hat, ist nicht eingehender geprüft worden. Bei Ta-*albiflava* waren die Nachkommenschaften dreier Individuen mit verschieden breiten Blättern nicht verschieden (Nr. 676—678). In den späteren Generationen der Ta-*muricata* dagegen sind so extrem schmalblättrige Pflanzen wie in den ersten Jahren nicht mehr beobachtet worden.

Ta-Individuen sind an irgendwelchen Defekten immer zu erkennen, auch wenn die Blätter einmal recht breit sind. Aber vollkommen normale B-Pflanzen (Fig. 7, 2 b) sind auch wiederholt vorgekommen. So je ein gesundetes Exemplar in der 4., 9. und 10. Generation von r Ta-*muricata*, in der 2. Generation einer R Ta-*muricata*, in der 2. Generation einer M Ta-*albiflava* (Nr. 673). Die zuletzt aufgetretene r B-*muricata* erwies sich bei Selbstbestäubung und bei Kreuzung mit *biennis* ♀ als völlig konstant und normal (Nr. 696, 697).

Was die 12 breitblättrigen B-Individuen der 2. Generation (Nr. 634) bedeuten, ist nicht klar. Sie können „Rückschläge" darstellen, wenn der zur Selbstbestäubung verwendete Zweig der F_1-Mutter (aus Nr. 633) schon vollkommen *taeniata* war, sie können auch primäre B-*muricata* gewesen sein, wenn der Zweig sektorial mutiert war. Auch das ist nicht

mehr festzustellen, ob die schmälerblättrigen Pflanzen der F_1 schon *taeniata* waren, weil leider weder Alkohol- noch Herbarmaterial aufbewahrt worden ist.

Ob die „Rückschläge" zur Normalform auf Rückmutation von Ta zu ta oder auf crossing over beruhen, ist noch nicht zu entscheiden. Im zweiten Fall sollte man gelegentlich das Korrelat Ta-*rigens* bzw. Ta-*albicans* antreffen, und wegen des Interesses, das die Frage hat, soll in geeigneten Verbindungen danach gesucht werden.

Fig. 7. Links Ta-*muricata* 10. Gen., 1934/163. Rechts B-*muricata* 2. Gen. des Rückschlages aus der 9. Gen. von Ta-*muricata*, 1934/164.

Aus B Ta-*flavicurva* × *muricata* gewonnene B b-*flavicurva* verhält sich durchaus normal und zeigt keine Rückschläge zu Ta (Nr. 698—702). Ebenso B-*albicurva* aus *albiflava* × B Ta-*flavicurva* (Nr. 703, 704).

Wie ich schon kurz mitgeteilt habe (1933, S. 242), hat B-*curvans* von *flavens* drei Chromosomen, nämlich 7 · 8, 9 · 10, 11 · 12, übernommen und bildet deshalb mit *rigens* in der Diakinese einen 12-Ring und ein freies Paar. Ebenso wie die B- verhält sich auch Ta-*muricata*. Auch *rubens* · Ta-*flavens* bildet 12, 2 wie normale B-*rubiflava*. Von *velans* ist nur die Ta-Verbindung geprüft worden. Sie hat 10, 2, 2, wie von *velans* · B-*curvans* zu erwarten ist; meine frühere Angabe über B-*curvivelutina* (1933, S. 242) bezieht sich, genau genommen, auf die Ta-Form. Die beiden freien Paare sind 9 · 10 und 11 · 12, das Chromosom 7 · 8 von

flavens geht also in den 10-Ring der B-*curvivelutina*, und da Ta-*curvivelutina* nicht nach Ta spaltet, muß Ta gerade in dem Chromosom 7 · 8 liegen, das auch den Breitblattfaktor B enthält. Daß gerade das Gen B, wenn wir ein solches annehmen, in Ta umgewandelt ist, ist ganz unwahrscheinlich, und wenn sich zeigen ließe, daß die Rückschläge von Ta zu B statt auf Rückmutation auf crossing over beruhen, wäre damit auch bewiesen, daß das Ta-Chromosom noch ein normales Gen B enthält.

Schmalblättrige Abweicher gehören zu den häufigsten Mutationen bei *Oenothera*. Außer der beschriebenen habe ich bis jetzt nur eine äußerlich sehr ähnliche, aber in der Gewebebildung nicht gestörte und dazu ausgesprochen rezessive Mutation von *flavens* verfolgt. Auch de Vries hat eine schmalblättrige Mutante *jaculatrix* von *O. suaveolens* beschrieben, doch nicht weiter analysieren können (1918, Opera collata VII, S. 253, und Fig. 1 und 3). Bei *O. Lamarckiana* hat Shull (1921) eine rezessive Mutante *funifolia* (f) gefunden, die durch schmale, zurückgerollte, mit soliden Auswüchsen versehene Blätter ausgezeichnet ist. Ähnlich erscheint die Mutante *formosa* der *O. pratincola* (Bartlett, Cobb).

Einen in homozygotischem Zustand ähnlich, wie Ta, wenn auch nicht so ausgesprochen, subletal wirkenden Schmalblattfaktor lor (*loreus*) habe ich in dem normalen Komplex *flectens* der spontanen Art *O. cruciata* gefunden (1933, S. 219ff.). Ich habe *loreus* als rezessiv gegen Lor von *flavens*, *velans* usw. eingeführt, wie früher den Schmalblattfaktor b von *curvans* gegen B von *flavens*, aber weil die phänotypische Ausprägung der Heterozygoten oft intermediär ist, hätten die subletale Gruppe lor (sie umfaßt zwei Chromosomen, vgl. 1933, S. 240) und die voll letale Gruppe b (drei Chromosomen, vgl. oben) auch dominant geschrieben werden können. Bei Ta läßt die ausgeprägte Prävalenz keine freie Wahl. Das Verhalten von Ta ist deswegen bemerkenswert, weil bis jetzt bei *Oenothera* nur rezessive Genmutationen bekanntgeworden sind, nämlich außer der alten *Lamarckiana* mut. *brevistylis* die mut. *formosa* von *O. pratincola* (Cobb), und von *O. Lamarckiana* die Mutanten *funifolia*, *vetaurea*, *supplena*, *bullata*, *pollicata* (Shull) und *acutifolia* (Brittingham).

Belege.

Nr. 633[1]). r-muricata × B m-albicurva: 24 B-muricata. „Blätter teils breit, teils viel schmäler." 1920/35. 1. Generation.

1) Die Nummern der Belege schließen sich an die Arbeit in Hereditas 1927 an. Die gemeinsam mit E. Hoeppener und mit R. Cleland veröffentlichten Verbindungen sind je für sich numeriert, die Belege zu den letzten Mitteilungen über Scheckung bei Oenothera (diese Zeitschrift, dieser Band) sind nicht numeriert.

634. B m-muricata (aus 20/35) selbstb.: 12 B-muricata breitblättrig, hoch, kräftig, Krbl. 18,5:18,5—22:23,5 mm; 64 schmalblättrig, viel schwächer, niedriger, Krbl. 15:14—16:16 mm, Mutante taeniata, Ta-muricata; 2 intermediär. 1921/26. 2. Gen.
635. Ta-muricata (aus 21/26) sb.: 65 taeniata. 1924/114. 3. Gen. Einige 2-jährig erzogen als 1925/7 a.
636. Ta-muricata 5 (aus 24/114) sb.: 20 taeniata, 1 ganz breitblättrig, typisch B. 25/7. 4. Gen.
Ta-muricata (aus 25/27 a) sb.: 32 taeniata, keine B dabei. 1926/101. 4. Gen.
637. Ta-muricata (aus 26/101) sb.: 56 taeniata, 2 fast normal, breitblättrig, nur an einigen Grundseitensprossen mit Andeutungen von Ta. 1927/193. 5. Gen.
638. Ta-muricata (aus 27/193) sb.: wenige taeniata. 1929/12 a. 6. Gen.
639. Ta-muricata (aus 29/12 a) sb.: 1 taeniata. 1930/12. 7. Gen.
640. Ta-muricata (aus 30/12) sb.: 12 Ta. 1931/15. 8. Gen. — 2-jährig noch 11 Ta. 1932/27 a. 8. Gen.
641. Ta-muricata (aus 31/15) sb.: 12 Ta. 1932/27. 9. Gen.
642. Ta-muricata (aus 32/27) sb.: 12 Ta. 1933/27. 10. Gen.
643. Ta-muricata (aus 32/27 a) sb.: 11 Ta, 1 viel stärker, typisch B. 1933/27 b. 9. Gen.
644. Ta-muricata (aus 33/27 b) sb.: 51 Ta, 1 starke B. 1934/163. 10. Gen.
645. Ta-muricata 1 (aus 21/26) × r-muricata normal: 56 normale muricata. 1924/115.
646. r-biennis × Ta-muricata 2 (aus 24/114): 9 schwache schmalbl. Ta-albicurva; 10 weiße rubens · Ta-curvans gestorben. 1925/8.
647. cruciata × Ta-muricata (aus 25/7a): 37 pingens · Ta-curvans, von extrem schmalbl. bis zu recht breitbl. variierend, aber alle Ta. 1926/102.
648. r-Lamarckiana × Ta-muricata 1 (aus 24/114): 36 Ta-curvivelutina mit sehr langen, oberwärts typischen Ta-Blättern; 4 weiße curvilaeta gestorben. 1925/10.
649. r-Lamarckiana × Ta-muricata (aus 33/27 b): 47 curvivelutina, ausgeprägt Ta; 6 blasse curvilaeta gestorben. 1934/179.
650. R-muricata × Ta r-muricata (aus 21/26): 14 Ta R-muricata, sehr schmalbl. 1924/116.
651. R-muricata × Ta r-muricata (aus 24/114): 15 Ta R-muricata, sehr schmalbl. 1925/9.
652. suaveolens × Ta-muricata 3 (aus 24/114): 27 Ta-albicurva mit dünnen, reich verzweigten Stengeln, teilweise sehr schmalen, doch in der Breite sehr variierenden Blättern, oft defekten Kronen; 47 weiße, 1 grün-weiße flavicurva. 1925/11.
653. M R sp-rubiflava (aus 24/69, hat muricata-Plastiden) × Ta-muricata 4 (aus 24/114): 52 Ta-flavicurva, sehr schwach, schmalbl.; 6 Ta-rubicurva mit breiteren Blättern, oft mit defekten Kronen. 1925/12. — Nochmals gesät: 15 Ta-flavicurva. 1926/114.

R Ta-muricata = R-rigens · Ta-curvans.

654. R Ta-muricata (aus Nr. 650, 24/116) sb.: 9 wie die Mutter, sehr schmalbl. 1925/13.
655. R Ta-muricata (aus 26/105: R-muricata × Ta-curvivelutina, Nr. 670) sb.: 39 sehr schmalbl. R Ta-muricata, 1 mit beträchtlich breiteren Blättern. 1927/194.
656. r-biennis × R Ta-muricata (aus 24/116): 5 Ta-albicurva, schwach, die Blätter schmal, aber nicht schmäler als bei 1925/8. 9 weiße rubicurva gestorben. 1925/14.

albicans · Ta-curvans.

657. Ta-albicurva (aus Nr. 656, 25/8) sb.: 26 Ta-albicurva, sehr typisch schmalbl. 1926/103.

flavens · Ta-curvans.

658. M B Ta-flavicurva (aus Nr. 653, 25/12) 4 sb.: 14 B-flavens · B-curvans, breitbl., üppig, teils M m, teils M M; 22 B Ta-flavicurva wie die Mutter; Ta Ta-flavicurva und lutescens fehlen. 1926/106.
659. B Ta-flavicurva (aus 26/106), ziemlich breitbl., sb.: lauter flavicurva, 18 B B groß, 29 B Ta schwächer, schmalbl., 3 Ta Ta sehr schwach, sehr schmalbl. 1927/196.
660. M B Ta-flavicurva (aus 25/12) 1 × R-biennis: 59 rubiflava, mehr als die Hälfte gelbscheckig, teils M, teils m, meist B groß, breitbl., wenige Ta, mit ziemlich breiten, aber oft runzligen Blättern wenig charakteristisch Ta. 1926/109.
661. M B Ta-flavicurva (aus 25/12) 6 × r-muricata: 16 B-flavens · b-curvans, 14 M M, 2 m M; 12 Ta-flavens · b-curvans, sehr schmalbl. 1926/110.
662. M B Ta-flavicurva (aus 25/12) 3 × m Ta-muricata (aus 25/7): 18 B-flavens · Ta-curvans, Blattbreite sehr variabel, doch alle ausgesprochen Ta; 10 Ta-flavens · Ta-curvans, krüppelhaft, 5—15 cm hoch, sehr schmalbl., teilweise vor der Blüte sterbend. 1926/111.
663. B Ta-flavicurva (aus 26/111) × Ta-muricata (aus 26/101): 9 B Ta-flavicurva, 2 Ta Ta-flavicurva sehr schwach. 1927/198.
664. M B Ta-flavicurva (aus 25/12) × M sp-albiflava (aus 25/80, r-biennis × M-lutescens): 35 M B B-lutescens, breitbl., teilweise scheckig; 21 M B Ta-lutescens, schmalbl., teilweise scheckig. 1926/107.
665. M B Ta-flavicurva (aus 25/12) 10 × Co-albivelutina (aus biennis × Lamarckiana): 12 B-flavivelutina, keine Ta. 1926/108.
666. R-biennis × M B Ta-flavicurva (aus Nr. 653, 26/114): 17 B-albiflava, breitbl.; 22 Ta-albiflava, teilweise sehr schmalbl.; 12 B-albicurva, breitbl., hoch, typisch, mit zottigem Kelch; 6 Ta-albicurva, sehr schmalbl., schwach. 1927/195.
667. M sp-albiflava (aus 25/80) × M B Ta-flavicurva (aus 25/12): 5 große M B-albiflava; 5 Ta-albiflava, meist nicht sehr ausgeprägt Ta, mit ziemlich breiten, aber dicklichen, runzligen, wellig gezähnten Blättern; 9 B m-albicurva, groß, breitbl., mit zottigem Kelch; 7 B M-albicurva, schwächer, gelblichgrün; 9 Ta-albicurva, meist extrem schmalbl., mit schwachen, niederliegenden Stengeln. 1926/112.

velans · Ta-curvans.

668. Ta-curvivelutina (aus 25/10: r-Lam. × Ta-mur.) sb.: 23 hellgrüne Ta-Sämlinge, 18 blühend, mit verschieden breiten Blättern, verschieden großen Blüten, Krbl. 18:21—35:37 mm, teilweise defekt. 1926/104.
669. Ta-curvivelutina (aus 26/104), sehr großblütig, sb.: 25 Ta-curvivelutina, mit langen, meist etwas breiten Blättern, großen Blüten, Krbl. 36:40 mm. 1927/207.
670. R-muricata × Ta-curvivelutina (aus 25/10): 25 R Ta-muricata, sehr schmalbl., nur eine mit breiteren, gesünderen Blättern; 50 R-rigivelutina, in zwei Typen, der eine mit breiteren, der andere mit schmäleren Blättern, aber keine Ta dabei. 1926/105.
671. r-muricata × Ta-curvivelutina großblütig (aus 27/07): 12 Ta-muricata, der Ta-Charakter nicht sehr ausgeprägt, 4 davon stark gelbscheckig (Lam.-Plastiden); 10 rigivelutina. 1928/38.

rubens · Ta-curvans.

672. suaveolens × Ta-rubicurva (aus Nr. 653, 25/12): 7 Ta-albicurva, sehr schmalbl., dunkelgrün; 1 albicans · rubens grün; 2 gelbgrüne flavens · rubens schwach; 32 ganz blasse Sämlinge gestorben, teils Ta-flavicurva, teils rubiflava. 1926/113.

albicans · Ta-flavens.

673. M Ta-albiflava (aus Nr. 667, 26/112, albiflava × flavicurva) 1 sb.: 32 M Ta-albiflava, recht breitbl., doch die Blätter dicklich, gezähnelt; 1 M B-albiflava, mit breiteren, glatten Blättern. 1927/202.
674. M Ta-albiflava (aus 26/112) × suaveolens: 14 typische m-albiflava, keine taeniata. 1927/203.
675. M Ta-albiflava (aus 27/202) sb.: 11 M Ta-albiflava, teilweise typisch Ta, teilweise recht breitbl. 1930 gesät, 2-jährig erzogen als 1931/408.
676. M Ta-albiflava (aus 31/408) 1, breitbl., sb.: 3 M Ta-albiflava. 1923/264.
677. M Ta-albiflava (aus 31/408) 2, mittelbreitbl., sb.: 23 M Ta-albiflava, Blätter verschieden breit. 1932/265.
678. M Ta-albiflava (aus 31/408) 3, schmalbl., sb.: 47 M Ta-albiflava, Blätter verschieden breit, wenige ausgeprägt taeniata, 1 extrem schmalbl. (Abweicher?). 1932/266.
679. M Ta-albiflava (aus 32/266), schmalbl.. sb.: 4 M Ta-albiflava, ziemlich breitbl. 1933/203.

Ta-flavens · b-curvans.

680. M m b Ta-flavicurva (aus Nr. 661, 26/110) sb.: 3 schmalbl. Ta-flavicurva. 1927/197.
681. R-biennis × M M b Ta-flavicurva (aus 26/110): 14 M Ta-albiflava, teilweise recht breitbl.; b-albiflava fehlt zufällig; 13 M Ta-albicurva auffallend kräftig; 1 b-albicurva kräftig. 1927/199.

Ta-flavens · Ta-curvans.

682. Ta Ta-flavicurva (aus Nr. 662, 26/111), stärkste Pflanze, sb.: 9 Sämlinge, ausgeprägt Ta, 4 ausgepflanzt, sehr schwach wie die Mutter, mit ganz wenigen Blüten. 1927/212.

Ta-flavens · sp-flavens = Ta-lutescens.

683. B Ta-lutescens (aus Nr. 664, 26/107: flavicurva × albiflava), sehr schmalbl., sb.: 12 B B-lutescens breitbl.; 24 B Ta-lutescens sehr schmalbl.; 10 Ta Ta-lutescens zwergig, bis 8 cm hoch, sehr schmalbl. 1927/200.
684. R-muricata × B Ta-lutescens (aus 26/107): 18 B R-flavirigida, breitbl., stark; 25 Ta R-flavirigida, viel schwächer und niedriger, mit schmalen, dicklichen, ausgefressen gezähnelten Blättern. 1927/201.

R-rigens · Ta-flavens.

685. R Ta-rigiflava (aus Nr. 684, 27/201) sb.: 48 Ta-rigiflava, der Ta-Charakter verschieden ausgeprägt, aber immer deutlich; 6 sehr schmalbl. taeniata, sehr schwach, wohl lutescens. 1928/229. — Nochmals gesät 1930, 2-jährig erzogen: 2 große Ta-rigiflava. 1931/407.
686. R Ta-rigiflava (aus 31/407) sb.: 3 sehr schwache, nur 3 cm hoch, wohl lutescens. 1932/262.
687. r-Lamarckiana × Ta-rigiflava (aus 31/407): 50 Sämlinge ausgeprägt taeniata, im Beet zunächst wie normal erscheinend, breitbl., dann wieder deutlich Ta, flavivelutina; flavilaeta fehlt zufällig. 1932/263.

m Ta-flavens · rubens.

688. m R Ta-rubiflava (aus Nr. 660, 26/109: Ta-flavicurva × R-biennis) sb.: 23 Ta-rubiflava, Sp und sp, mit dicklichen, dunkelgrünen, fein buckligen, meist ziemlich breiten Blättern, schmalen Brakteen; 15 Ta Ta-lutescens, sehr schwach, zwergig, sehr schmalbl., bleiben im Topf, blühen nicht. 1927/206.

velans · M Ta-flavens.

689. Ta-flavivelutina (aus Nr. 687, 32/263) 2 sb.: 42 Ta-flavivelutina, die Mehrzahl M m P p, viele M M p p, diese oft ganz extrem taeniata, wenige m P P. 1933/199.
690. Ta-flavivelutina (aus 32/263) 2 × R-biennis: 60 m P-velans · rubens normal; 16 M p-velans · rubens normal; 14 m P Ta-flavens · rubens, Blätter oft breit, aber runzlig; 20 M p Ta-flavens · rubens, meist ausgeprägt taeniata, schwach. 1933/200.
691. suaveolens × Ta-flavivelutina (aus 32/263) 1: 120 grüne, 10 blasse; taeniata wenige, 16 M p Ta-albiflava sehr schmalbl., 6 m P Ta-albiflava breiterbl.; die meisten normal, flavens · m P-velans, flavens · M p-velans, albicans · m P-velans, albicans · M p-velans; flavens · Ta-flavens = lutescens lebt nicht. 1933/202.

B-muricata aus Ta-muricata.

692. B-muricata 1 (aus Nr. 634, 21/26) sb.: 30 typische B-muricata, keine Ta. 1924/110.
693. B-muricata 1 (aus 21/26) × R-biennis: 48 normale rigens · rubens. 1924/111.
694. B-muricata 1 (aus 21/26) × r-muricata normal: 81 typische muricata. 1924/112.
695. suaveolens × B-muricata 1 (aus 21/26): 7 albicans · B-curvans, typisch; flavens · B-curvans hat nicht gekeimt. 1924/113.
696. B-muricata (einziges Individuum aus Nr. 643, 33/27 b) sb.: 44 B-muricata, keine taeniata. 1934/164.
697. R-biennis × B-muricata (aus 33/27 b): 45 B-albicurva typisch, 10 weiße rubens · B-curvans gestorben. 1934/165.

B-flavens · b-curvans.

698. M m B b-flavicurva (aus Nr. 661, 26/110: B Ta-flavicurva × muricata) 2 sb.: 35 flavicurva, 17 B B, 18 B b, teils M m, tels M M, teils m m. 1927/208.
699. M M B b-flavicurva (aus 26/110) 1 sb.: M M-flavicurva, 31 B b, 16 B B; eine sehr schmalbl. Rosette. 1927/211.
700. M m B b-flavicurva (aus 26/110) 1 × m Ta-muricata (aus 26/101): 29 Ta-flavicurva, teils M m, teils m m, die B und die b nicht sicher zu unterscheiden, weil die Blattbreite schon am Individuum sehr wechselt. 1927/209.
701. R-biennis × M m B b-flavicurva (aus 26/110) 1: 28 albata, die 4 Formen nicht ausgezählt, aber alle da, albicans · B-flavens, b-flavens, B-curvans, b-curvans. 1927/210.
702. cruciata × M m B b-flavicurva (aus 26/110) 1: pingens · B M-flavens 16, M b-flavens 5, m b-flavens 16, M B-curvans 7, m B-curvans 5, M b-curvans 10, m b-curvans 2. 1927/249.

albicans · B-curvans.

703. B-albicurva (aus Nr. 667, 26/112: M-albiflava × Ta-flavicurva) 1 sb.: 60 üppige B-albicurva, typisch. 1927/204.
704. B-albicurva (aus 26/112) × suaveolens: 40 üppige albiflava, 1 schmalbl. Abweicher, nicht Ta. 1927/205.

Zusammenfassung.

In dem 7 · 8-Chromosom des Komplexes *flavens*, das den Breitblattfaktor B enthält, ist eine dominante Mutation *taeniata* (Ta) aufgetreten. Die Ta-Heterozygoten sind ziemlich schwach, niedrig, meist sehr schmal-

blättrig, wenig fruchtbar. Die Ta-Homozygoten sind fast nicht lebensfähig. Die primäre Wirkung scheint eine Störung der Gewebebildung zu sein, die im Mesophyll der fein buckligen Blätter deutlich wird. Rückschläge zur breitblättrigen gesunden Normalform sind im Laufe von 10 Generationen mehrfach aufgetreten. Ob es sich dabei um Rückmutation oder um crossing over handelt, ist noch nicht bekannt.

Literatur.

Bartlett, H. H., Mass mutation in *Oenothera pratincola*. Bot. Gazette **60**, 425—456 (1915). — Brittingham, W. H., *Oenothera Lamarckiana* mut. *acutifolia*, a new mutant type produced by a gene outside the first linkage group. Amer. Naturalist **65**, 121—133 (1931). — Cobb, F., A case of Mendelian inheritance complicated by heterogametism and mutation in *Oenothera pratincola*. Genetics **6**, 1—42 (1921). — Cobb-Blanchard, F., The genetical constitutions of *Oenothera pratincola* and its revolute-leaved mutations. Journ. Washington Acad. of Sci. **19**, 115—125 (1929). — Renner, O., Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplex-heterozygotischer Önotheren. Bibliotheca Genet., Heft 9. Berlin 1925. — Ders., Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der Önotheren. Flora **127**, 215—250 (1933). — Shull, G. H., Three new mutations in *Oenothera Lamarckiana*. Journ. of Heredity **12**, 354—363 (1921). — Ders., The third linkage group in *Oenothera*. Proceed. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **11**, 715—718 (1925). — Ders., „Old-gold" flower color, the second case of independant inheritance in *Oenothera*. Genetics **11**, 201—234 (1926). — Ders., A new gene mutation (mut. bullata) in *Oenothera Lamarckiana* and its linkage relations. Zsch. Abst. u. Vererbungslehre, Suppl. 2, 1322—1342 (1928). — Ders., *Oenothera* mut. *pollicata*, an interesting new mutation. Amer. Naturalist **68**, 481—490 (1934). — Vries, H. de, Mutations of *Oenothera suaveolens* Desf. Genetics **3**, 1—26 (1918). — Ders., Opera e periodicis collata, Vol. VII. Utrecht 1927.

Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von Sambucus, Veronica, Pelargonium, Spiraea, Chlorophytum.

Von **O. Renner.**

Mit 14 Abbildungen im Text.

Das Erbverhalten der albocincten und albocordaten Formen ist, wie früher erörtert (diese Zeitschrift, dieser Band, S. 246ff.), leicht zu verstehen, wenn angenommen wird, daß diese Formen haplochlamydische Periklinalchimären sind, deren äußerste Histogenschicht („Dermatogen") sich am Blattrand spaltet und so außer der Epidermis auch Mesophyll liefert. Daß die entwicklungsgeschichtliche Voraussage für *Sambucus nigra albocincta* zutrifft, habe ich schon mitgeteilt (l. c. S. 253f.). Einige andere Formen sind nun ebenfalls untersucht mit dem gleichen Ergebnis. Und wichtig war in jedem Fall, auch das Verhalten der gewöhnlichen rein grünlaubigen Typen kennenzulernen.

1. Sambucus nigra reingrün.

Es wurden zwei Formen untersucht, eine im Botanischen Garten in Jena kultivierte *var. laciniata* und ein Individuum einer ebenda spontan öfter aufgehenden anthokyanreichen Sippe mit normalen Blättern. Von beiden wurden Knospen Anfang Dezember fixiert und quer geschnitten. Die Knospen enthielten Blätter verschiedener Entwicklungszustände. Perikline Teilungen in der Epidermis wurden nirgends gefunden, auch nicht in den Stadien, in denen die albocincte Sippe die Teilungen überall erkennen ließ.

2. Sambucus nigra albocincta.

Von demselben Strauch, der schon im Juni 1935 das Material für die erste Untersuchung geliefert hatte, wurden nochmals Knospen am 31. März 1936 eingesammelt und quer geschnitten. So wie die zu verschiedener Jahreszeit entfalteten Blätter keine Unterschiede in dem Charakter der Panaschierung zeigen, erwies sich auch die Entwicklung als übereinstimmend. Schon in recht jugendlichen Stadien der Fiederblätter treten tangentiale Teilungen im Dermatogen des Randes auf.

Solche Teilungen sind auch in vorgerückteren Zuständen mit schon breiterem Rand zu finden (Fig. 1), aber ob es sich hier um Verspätung der nur einmal stattfindenden Spaltung handelt, oder um spätere Schritte

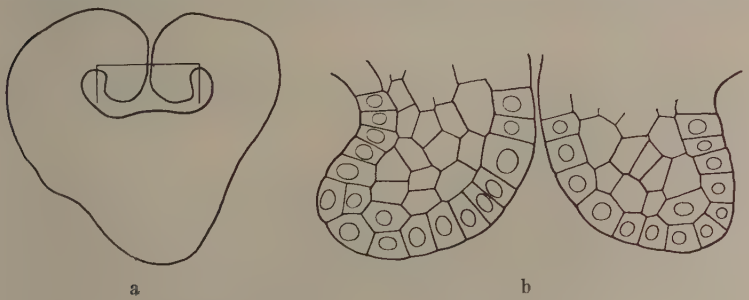


Fig. 1. *Sambucus nigra albocincta.* März 1936. *a* 50-, *b* 250fach.

eines sich wiederholenden Vorganges, ist bisher nicht sicher zu entscheiden gewesen. Für wahrscheinlicher möchte ich es allerdings halten, daß mehrmals an derselben Stelle das Hautgewebe Zellen nach innen ab-

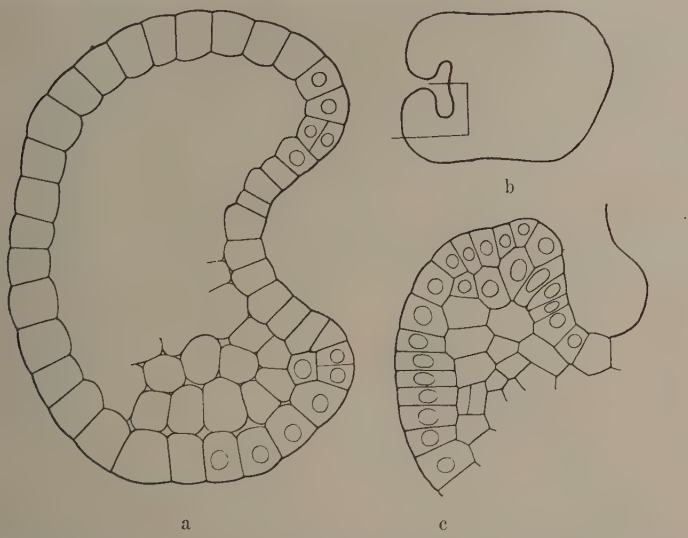


Fig. 2. *Sambucus nigra albocincta*, ganz weißer Zweig. *b* 50-, *a* und *c* 250fach.

spaltet und dem Mesophyll zuteilt. Wenn die abgespaltenen Zellen rasch ins Mesophyll abgeschoben werden, wird ihre Herkunft aus dem Dermatogen sich bald verwischen. So ist in Fig. 1 wohl wahrscheinlich, aber nicht

sicher, daß die an die periklin geteilte Epidermiszelle nach rechts anschließende dreigliedrige Zellgruppe (zwei Epidermiszellen, eine hypodermale) aus einer Oberhautzelle hervorgegangen ist, und dasselbe gilt für die breite hypodermale Zelle am rechten Rand desselben Blättchens.

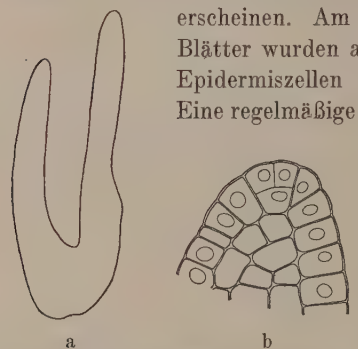
Auch weit abseits von den Blatträndern finden sich gelegentlich tangentiale Teilungen in der Epidermis. Damit stimmt überein, daß versprengte weiße Mesophyllflecke unter der Oberhaut überall auf der Blattfläche vorkommen können.

Ende April, als die Blätter sich zu entfalten begannen, war es möglich, auch von ganz blassen Zweigen, wie sie nicht selten entstehen, Knospen zu sammeln. Sie verhalten sich nicht anders als die Knospen der variegaten Zweige (Fig. 2). Ein eindrucksvolles Bild, in dem eine schmale, lange, ungeteilte Epidermiszelle an aufgeteilte Zellen anstößt, zeigt Fig. 2*c*. Bei *Sambucus* habe ich diese Erscheinung sonst nicht beobachtet, dagegen oft und noch viel auffallender bei *Pelargonium* „Freak of Nature" (vgl. unten).

3. Veronica gentianoides typica und albocincta.

Eine reingrüne Sippe mit schmalen spitzen Blättern und großen Blüten und Früchten (diese erst bei Kreuzung mit *albocincta* erhalten) wird im Jenaer Botanischen Garten seit langem kultiviert.

Die untere Epidermis der erwachsenen Blätter hat hellgrüne Chloroplasten, die in den Schließzellen der Stomata nicht auffälliger gefärbt erscheinen. Am Rand schon ziemlich weit entwickelter Blätter wurden auf Querschnitten ganz selten einzelne Epidermiszellen tangential geteilt gefunden (Fig. 3). Eine regelmäßige Aufspaltung des Hautgewebes am Blattrand kommt hier sicher nicht vor. Die früher (S. 252) ausgesprochene Vermutung, daß schon die grüne Form den Spreitenrand aus dem Dermatogen bildet, hat sich also nicht bestätigt.



a b

Fig. 3. *Veronica gentianoides*, typisch. *a* 35-, *b* 300 fach.

Albocincte Pflanzen, die mit der Beschreibung von Correns sehr gut übereinstimmen, haben wir aus dem Botanischen Garten in Gießen und von der Firma Hesse in Weener a. d. Ems erhalten. Die Blätter sind stumpfer als bei der grünen Sippe, die Blüten und die Früchte beträchtlich kleiner. Die Spaltöffnungen und die übrigen Epidermiszellen

enthalten sehr kleine, ganz farblose Plastiden, auch über den grünen Teilen, der Chimärencharakter ist also wieder deutlich.

Querschnitte durch Laubknospen wurden an dem Material von Hesse studiert. Das Dermatogen verhält sich ganz wie bei dem weiß-

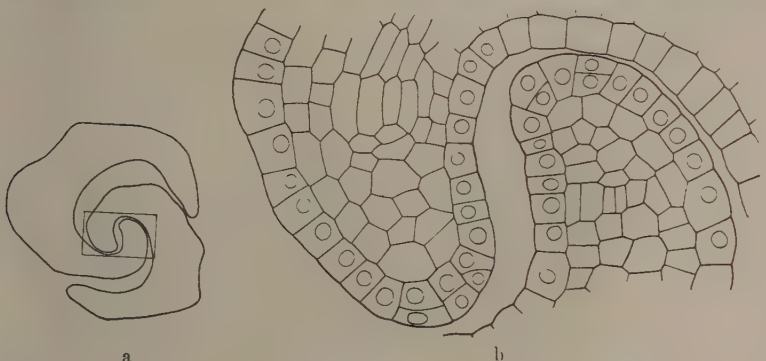


Fig. 4. *Veronica gentianoides albocincta*. *a* 35-, *b* 300fach.

randigen Holunder. In nicht mehr ganz jungen Blättern finden sich genau am Rand Streifen von Epidermiszellen, die sich periklin teilen (Fig. 4). Das weitere Schicksal ist wieder nicht genauer verfolgt, für die uns beschäftigende Frage auch nicht von größerem Interesse. Daran, daß der farblose Teil des Mesophylls vom Dermatogen abstammt, kann kein Zweifel sein.

4. Pelargonium zonale var. „Meteor".

Die grünblättrige Rasse (von Robert Mayer in Bamberg bezogen) zeigt (auf Querschnitten durch junge Laubknospen) an den Mittelblättern

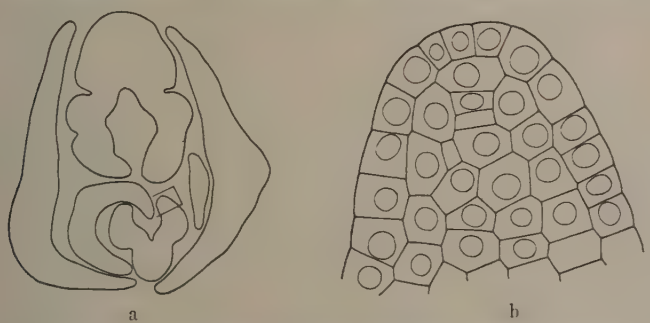
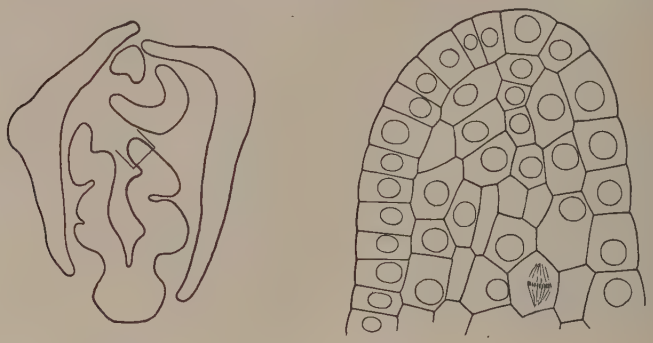


Fig. 5. *Pelargonicum zonale* „Meteor". *a* 35-, *b* 500fach. Bei den Figuren 6—13 sind die Vergrößerungen dieselben.

wie an den Stipeln größte Regelmäßigkeit in der Bildung der Epidermis. Tangentiale Teilungen wurden nie gefunden, von den jüngsten Ausgliederungen am Scheitel bis zu schon gelappten Blättern (Fig. 5 und 6). Ein Bild wie Fig. 5 *b* könnte allerdings leicht so verstanden werden, daß hier eine Epidermiszelle sich erst periklin und dann die äußere Tochterzelle



a b

Fig. 6. *Pelargonium zonale* „Meteor".

sich noch zweimal antiklin geteilt hätten. Aber das ist deswegen nicht anzunehmen, weil eben junge Tangentialwände in der Oberhaut nie beobachtet wurden. Der Befund mahnt zur Vorsicht in der Beurteilung ähnlicher Bilder bei weißrandigen Formen (vgl. oben bei *Sambucus*).

5. Pelargonium zonale var. „Freak of Nature".

Wie früher hervorgehoben, gibt K. L. Noack (1930) an, „daß das Dermatogen und seine Abkömmlinge hier genau so als selbständige und einschichtige Lage alle Organe in allen Stadien überzieht, wie dies von den übrigen Pelargonien bekannt ist. Niemals konnte eine Verdoppelung der Epidermis beobachtet werden. Somit muß auch diese Möglichkeit für die Bildung der grünen Spreitenränder fallen gelassen werden." Die Prüfung des Objekts war gegenüber diesem bestimmten Urteil besonders wichtig. Sie hat ergeben, daß die Spaltung der Epidermis in den geeigneten Stadien besonders auffällige Bilder liefert.

Das Material verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. Kappert und Fräulein Dr. E. Stein in Berlin-Dahlem; bei Pfitzer in Stuttgart ist die heikle Rasse nicht mehr in Kultur. Der grüne Rand fehlt stellenweise ganz, umgekehrt schmilzt das weiße Binnenfeld manchmal auf eine ganz kleine Fläche zusammen. An sonst typischen Blättern

kommen ober- wie unterseits hellgrüne Streifen und Flecke vor, mit oder ohne Verbindung mit dem grünen Saum, aber immer von grünen hypodermalen Zellen herrührend, nie von grünem Gewebe, das tiefer in farbloser Umgebung liegt. Die ganze untere Epidermis besitzt ziemlich große hellgrüne Chromatophoren, in den Schließzellen der Spaltöffnungen viele, in den übrigen Zellen locker verteilte oder um den Kern gehäufte, nicht anders als die Oberhaut der grünen Rasse „Meteor".

Über die Beschaffenheit grüner Streifen, die an den sonst rein weißen Blattstielen vorkommen, ist Noack mit Chittenden nicht einig (Noack 1930, S. 314). Ich finde wie Noack die erste hypodermale Rindenschicht mit hellgrünen kleinen Plastiden ausgestattet, auch wenn im tieferliegenden Gewebe große sattgrüne Chloroplasten erscheinen. Daß es sich um eine Besonderheit der albocordaten Sippe handeln sollte, war nicht wahrscheinlich. Tatsächlich ergab der Vergleich mit dem rein grünen „Meteor", daß hier die Rinde der Blattstiele in derselben Weise differenziert ist. Es bleibt also bei dem Gesetz, daß alles grüne Gewebe von „Freak of Nature" unmittelbar an die Epidermis anstößt.

An ganz jungen, noch höckerförmigen Mittelblattanlagen ist die Epidermis noch durchaus regelmäßig (Fig. 7 *a*, *b*). An wenig älteren

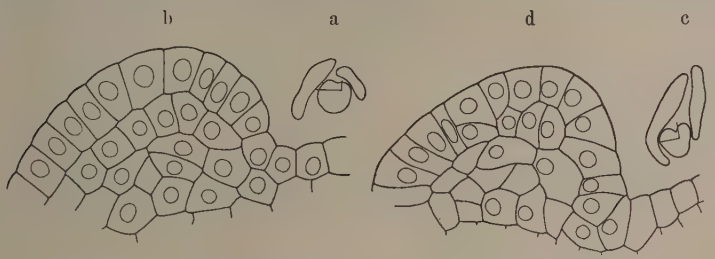


Fig. 7. *Pelargonium Freak of Nature.* Junge Mittelblätter.

kann die Spaltung der Oberhaut am Blattrand schon beginnen (Fig. 7*c*, *d*), und solche tangentialen Teilungen sind dann bis zu viel älteren Entwicklungsstufen immer wieder zu beobachten (Fig. 8, 9). Wenn einzelne Epidermiszellen zwischen geteilten ungeteilt bleiben, ist der Zusammenhang der Gewebe besonders unzweideutig (Fig. 9). An etwas älteren Blättern sind Bilder, wie Fig. 10 eines zeigt, nicht selten: einzelne schmale Epidermiszellen springen weit nach innen vor, und das randwärts abgegrenzte Mesophyll ist dann vielleicht ganz epidermalen Ursprungs. Im einzelnen habe ich aber auch hier mich nicht bemüht, die Blattentwicklung im

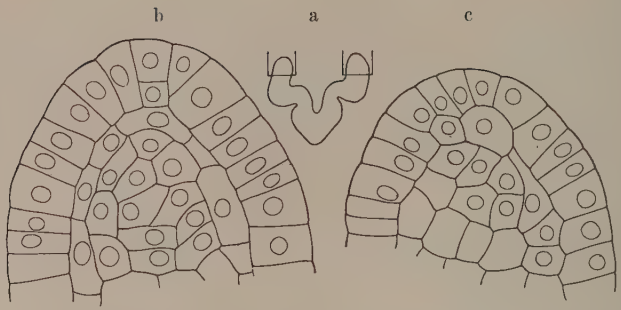


Fig. 8. *Pelargonium Freak of Nature.* Beide Ränder eines jungen Mittelblattes.

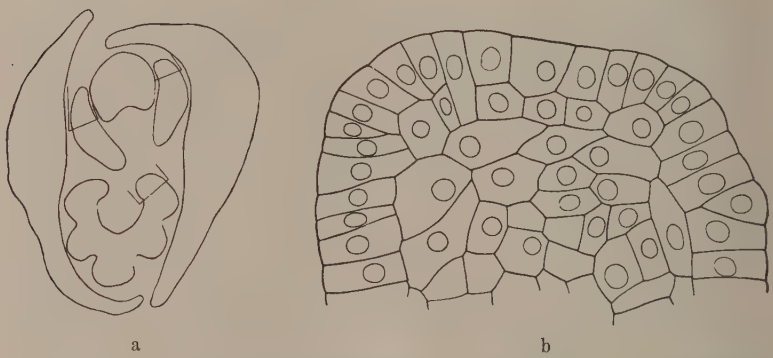


Fig. 9. *Pelargonium Freak of Nature.* Etwas älteres Mittelblatt. Die in *a* bezeichneten Stellen der jungen Stipeln sind in Fig. 11*a* und *b* stärker vergrößert.

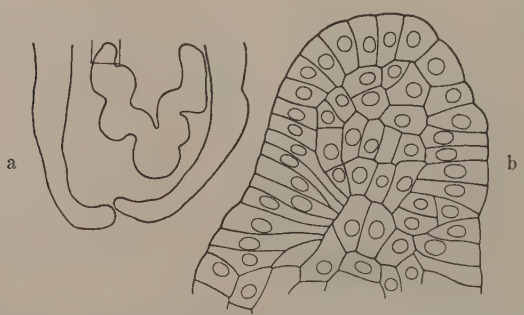


Fig. 10. *Pelargonium Freak of Nature.* Älteres Mittelblatt.

Zusammenhang klarzulegen; vielleicht kommt bald einer meiner Schüler dazu, die Lücken auszufüllen.

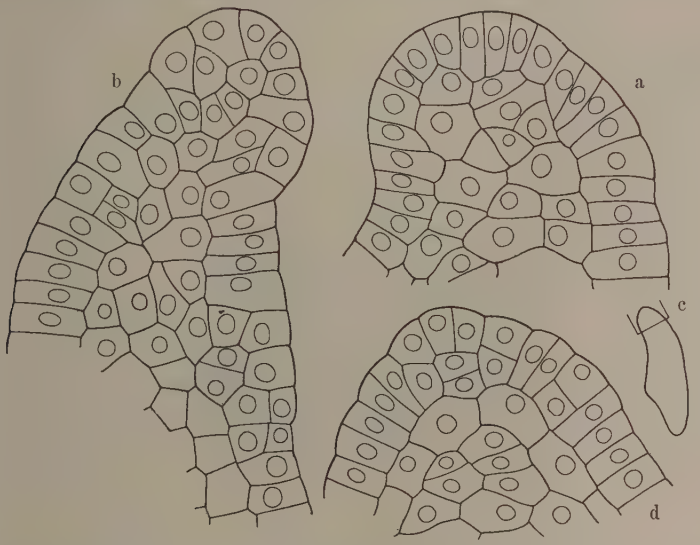


Fig. 11. *Pelargonium Freak of Nature.* Drei Stipeln. Die Übersicht zu *a* und *b* siehe Fig. 9a.

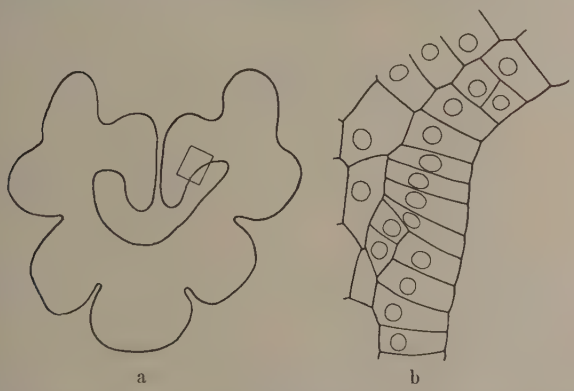


Fig. 12. *Pelargonium Freak of Nature.* Ziemlich vorgeschrittenes Mittelblatt.

Dieselben Bilder wiederholen sich bei den Stipeln, die dem Mittelblatt in der Entwicklung vorauseilen (Fig. 11). Ob in Fig. 11*a* die Oberhaut schon geteilt ist, ist fraglich. Fig. 11*c* zeigt sehr klare Teilungen, und Fig. 11*b*, von demselben Blatt stammend wie *a*, zeigt einen Rand mit

sehr unregelmäßiger Lagerung der Zellen, die von dem Einschnitt an wohl alle aus dem Dermatogen hervorgegangen sind. Auch in einiger Entfernung vom äußersten Rand sind hier einige isolierte Epidermiszellen gespalten (rechts unten). Dieselbe Erscheinung findet sich auch bei ziemlich weit entwickelten Mittelblättern (Fig. 12). Daraus erklären sich die schon erwähnten grünen Inseln im farblosen Mittelfeld.

Ufer ist in einer kürzlich erschienenen Arbeit (1936) zu der Anschauung gekommen, „Freak of Nature" sei eine diplochlamyde Periklinalchimäre, wobei Mantel und Kern sich in den Plasmen, nicht in den Plastiden unterscheiden sollen. Daß haplochlamyde, nicht diplochlamyde Struktur vorliegt, ist entschieden. Daran zu zweifeln, daß die Plastiden verändert sind, sehe ich ebenfalls keinen Grund.

6. Pelargonium „Mme. Salleron".

Die albotunicate Sippe hat nach den Angaben Kümmlers, die ich bestätigen kann, eine grüne Epidermis über dem farblosen Hypoderm. An jungen Mittelblättern habe ich den Verlauf der Epidermis ebenso

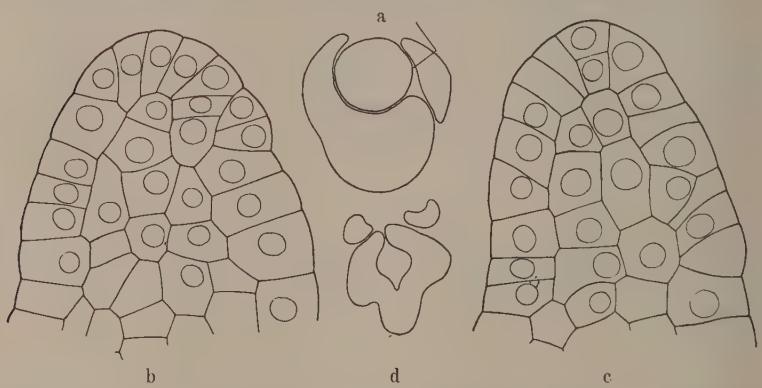


Fig. 13. *Pelargonium Mme. Salleron. b* und *c* zwei Schnitte derselben in *a* angezeichneten Stipel. *d* das in *a* am Grund getroffene Mittelblatt in der Spreite geschnitten.

regelmäßig gefunden, wie oben von „Meteor" beschrieben. Ab und zu wird Spaltung der Epidermis zu finden sein, weil an weißen Trieben grüne Flecke vorkommen sollen. Häufig sind grüne Sprenkel an den Rändern der kleinen, dünnen Nebenblätter. Wie danach zu erwarten, fand ich schon unter wenigen untersuchten Querschnitten die Oberhaut einzelner junger Stipeln stellenweise periklin geteilt (Fig. 13). Daß die Inversion der Albotunicatio in Albonucleatio mit Spaltung der Epidermis zusammenhängt (R., l. c. S. 226), ist mir jetzt nicht mehr zweifelhaft.

Auch Imai (1935, S. 54) spricht von gewissen *Pelargonium*-Sorten, die weiß-über-grün zu nennen sind, aber in der Epidermis grüne Plastiden führen.

Ryschkow (1935, S. 128) beschreibt eine weiß-über-grüne Periklinalchimäre von *Petunia hybrida* mit grüner Epidermis. Die weißen Sepalen haben einen schmalen grünen Saum, die Laubblätter zeigen grüne Flecken am Rand des weißen Saumes. Das Verhalten ist also dem von *Pelargonium* Mme. Salleron sehr ähnlich und wird vom Verf. auch ebenso erklärt wie es für das *Pelargonium* geschehen ist. Der entwicklungsgeschichtliche Nachweis fehlt.

7. Spiraea bumalda.

Die Randscheckung dieser Pflanze ist sehr unregelmäßig (vgl. R., l. c. S. 255). An 14 Knospen unbekannter Beschaffenheit vom 29. März, an zwei völlig weißen Knospen vom 25. April und an zwei Endknospen gescheckter Zweigchen vom 25. April habe ich keine Spaltung der Epidermis finden können. Es ist also wohl möglich, daß hier eine Erscheinung der Mutabilität, nicht Chimärenstruktur vorliegt. Aber für sicher entschieden halte ich den Fall noch nicht wegen der Launenhaftigkeit der sichtbaren Variegation.

8. Chlorophytum comosum albocinctum.

Das Dermatogen des Sproßscheitels wird hier an ganz jungen, noch kaum ausgegliederten Blattprimordien dort periklin gespalten, wo die

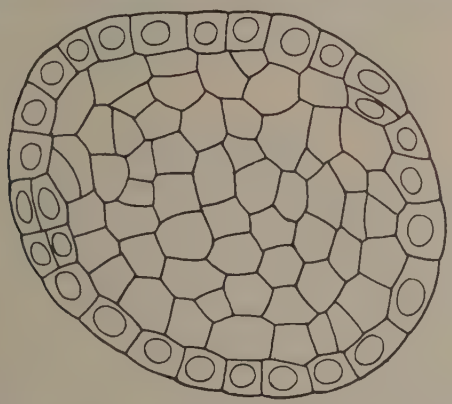


Fig. 14. *Chlorophytum comosum albocinctum.* Scheitel nicht weit unter dem Scheitelpunkt geschnitten. 400fach.

Ränder des Blattes zu liegen kommen (Fig. 14). Das entspricht der von Massey im Längsschnitt ganz nahe am Scheitel gefundenen Tangential-

wand in der Epidermis (vgl. R., l. c. S. 248). Auch weiterhin scheinen perikline Teilungen nicht zu fehlen. Genauer werde ich über *Chlorophytum* und andere Monokotylen später berichten, wenn es nicht von anderer Seite vorher geschieht. Herr Kollege Buder hat mir nämlich brieflich mitgeteilt: „Nicht nur bei vielen Liliifloren (z. B. *Agave*, *Sanseviera*, *Chlorophytum*) ist das „Dermatogen" am Randwachstum der Spreiten beteiligt, auch bei Dikotylen kommt so etwas vor (*Vinca* u. a.)." In einem kurzen Vortragsbericht erwähnt Buder (1928) nur, daß die Ontogenie der Blätter sehr mannigfaltig ist und daß selbst Arten derselben Gattung nicht demselben Entwicklungsschema zu folgen brauchen. Damit stimmen meine Erfahrungen durchaus überein. Wegen der vielseitigen Beteiligung des „Dermatogens" schlägt Buder auch vor, von „Tunica" und „Corpus" zu sprechen, wie es seitdem in den Arbeiten seiner Schüler ja geschehen ist. Was bisher Dermatogen geheißen hat, wäre danach äußerste Tunicaschicht zu benennen.

Imai hat in einer Arbeit (1935), die mir leider erst vor kurzem bekannt geworden ist, als sicher angenommen, daß die „*albomarginata*"- und „*medioalbinata*"-Formen der Monokotylen haplochlamyde Periklinalchimären mit am Blattrand aufgespaltener Epidermis sind und daß überhaupt bei vielen Monokotylen das „Ektohistogen" (statt Dermatogen) sich zur Epidermis und zum Randmesophyll der Spreite entwickelt (S. 59). Einen entwicklungsgeschichtlichen Beleg hat Imai, soviel ich sehe, nicht erbracht. — Zu den Anschauungen desselben Autors über mutable Plastiden möchte ich mich ohne eigene Kenntnis der betreffenden Objekte nicht äußern.

Allgemeines.

Nach den mitgeteilten entwicklungsgeschichtlichen Befunden kann der Zusammenhang zwischen Albocinctio und perikliner Spaltung eines chlorophylldefekten Dermatogens nicht mehr bezweifelt werden, und ebenso die entsprechende Verursachung der Albocordatio bei grüner Epidermis und farblosem Kern. Die Entscheidung ist für die Annahme einer stabilen Periklinalstruktur und gegen die Hypothese eines labilen Zustandes der Meristeme gefallen. Man darf bei solchen Randpanaschüren deshalb auch ohne Bedenken von der Verteilung der verschieden gefärbten Areale auf die ontogenetische Zusammengehörigkeit schließen, und das ist wichtig, weil der unmittelbare Nachweis der Zelldeszendenzen unterhalb der Epidermis meist sehr schwierig ist: die albotunicaten und albocincten Typen, samt den zugehörigen Inversformen, sagen uns mehr über Mög-

lichkeiten der Bildungsgeschichte der Blätter als mühsame entwicklungsgeschichtliche Analysen. Aber die Panaschüre sagt uns Sicheres nur über das Verhalten der betreffenden Sippe, nicht über die Genese der Blätter bei den nächstverwandten einfarbigen Sippen.

Bei den Liliiforen ist der Entwicklungsmodus, der die Entstehung von Albocincto und Albocordatio möglich macht, nach der Mitteilung von Buder bei rein grünen Sippen weit verbreitet, wie ich schon angenommen hatte. Bei den geprüften Dikotylen (*Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*) besitzen die grünen Normaltypen ein Dermatogen von normalem Verhalten, die perikline Spaltung der Epidermis am Blattrand kommt nur den randpanaschierten Rassen zu. Daß der Unterschied in der Teilungstätigkeit der Blattepidermis genisch verursacht ist, ist höchst wahrscheinlich; die experimentelle Prüfung der Frage ist schon in Angriff genommen. Bei *Veronica gentianoides albocincta* z. B. ist jetzt zu entscheiden, ob der Charakter „Spaltung der Epidermis" nur der farblosen Randkomponente oder auch dem grünen Kern eigen ist, und ob die Farblosigkeit des Dermatogens genisch oder plastidisch bedingt ist.

Ufer (1936) hat aus der Kreuzung: weißer Rückschlag von *Pelargonium* „Freak of Nature" × grün „Meteor" u. a. zwei Sämlinge zu normal albotunicaten Sprossen sich entwickeln sehen (P 149 und P 150, S. 290f.). Daraus ist noch kein irgendwie bindender Schluß zu ziehen. Daß die Struktur von Freak of Nature in F_1 der Kreuzung mit anderen Sippen nicht wieder entsteht, ist nicht verwunderlich.

Zusammenfassung.

Perikline Teilung des Dermatogens am Blattrand ist festgestellt bei *Sambucus nigra albocincta* (auch an ganz weißen Zweigen), bei *Veronica gentianoides albocincta*, bei dem albocordaten *Pelargonium zonale* „Freak of Nature" (an Mittel- wie Nebenblättern), bei dem grünhäutigen, albotunicaten *Pelargonium* „Mme. Salleron" (an den Stipeln), bei *Chlorophytum comosum albocinctum*. Die Beziehung der Randpanaschierung zur Entwicklungsgeschichte des Blattes ist damit erwiesen.

Grüne Normaltypen von *Sambucus nigra*, von *Veronica gentianoides*, von *Pelargonium zonale* zeigen die Epidermisspaltung am Blattrand nicht.

Die randpanaschierten Sippen sind also, wenigstens in der Randkomponente, von den rein grünen Formen in Bezug auf die Teilungstätigkeit des Dermatogens (genisch?) verschieden.

Literatur.

Buder, F., Der Bau des phanerogamen Sproßvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie. Ber. d. D. Bot. Ges. **46,** (20)—(21) (1928). — Imai, Y., An apparently simple inheritance of variegation in *Polygonum orientale*. Journ. of Genetics **29,** 147—151 (1934). — Ders., The structure of albomarginata and medioalbinata forms. Journ. of Genetics **31,** 53—65 (1935). — Ders., Chlorophyll variegations due to mutable genes and plastids. Zschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre **71,** 61—83 (1936). — Renner, O., Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora **130,** 218—290 (1936). — Ryschkow, V. L., To the problem of embryonal determination in plants and variegated chimeras. Wissensch. Abh. Univ. Charkow 1935, 117—128. — Ufer, M., Erblichkeitsuntersuchungen an *Pelargonium „Freak of Nature"*. Zschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre **71,** 281—298 (1936).

Nachtrag bei der Korrektur. In einem eben erschienenen Sammelbericht von Foster (S. 359) finde ich den Hinweis auf eine Arbeit von Pottier, in der bei gewissen Potamogetonaceen perikline Teilungen im Dermatogen des Blattrandes beschrieben sind, sowie auf die kurze Angabe von Priestley, Scott u. Gillett, daß bei der Amaryllidacee *Alstroemeria aurantiaca* „the first appearance of a new (leaf-) primordium is a slight upfold of the superficial tissues, due in part to periclinial divisions in the dermatogen layer as well as in the underlying layers, a point which has also been drawn attention to in *Carex* by Guichard (1929) and in *Dactylis* by Bugnon (1924)" (S. 166).

Foster, A. F., Leaf differentiation in Angiosperms. The Botanical Review **2,** 349—372 (1936). — Pottier, J., Contribution à l'étude du développement de la racine, de la tige et de la feuille des phanérogames angiospermes. *Ruppia, Cymodocea, Posidonia*. Besançon 1934. — Priestley, J. H., Scottt, L. I. and Gillett, E. C., The development of the shoot in *Alstroemeria* and the unit of growth shoot in Monocotyledons. Annals of Botany **49,** 161—179 (1935).

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 30. BAND

DER GANZEN REIHE 130. BAND

MIT 221 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN

583

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1935–1936

Alle Rechte vorbehalten

Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis.

Seite

ALEXANDROV, W. G. und ALEXANDROVA, O. G., Über den anatomischen Bau des Endosperms im Weizenkorn. Mit 9 Abbildungen im Text 21—38

ALEXANDROV, W. G., und ALEXANDROVA, O. G., Anatomische Analyse einiger Erscheinungen bei der Reifung des Weizenkorns. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 351—364

BEATUS, RICHARD, Genetische und zytologische Untersuchungen in der Veronica-Gruppe Fruticulosa der Sektion Veronicastrum. Mit 9 Abbildungen im Text und 1 Tafel . . . . . 153—175

BOECKER, EDUARD, Über eine Lemna mit regelmäßig homodromer und antidromer Verzweigung . . . . . 438—440

CHIEN-REN CHU, Der Einfluß des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugkräfte und ihren Turgor. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 384—437

DENING, K., Untersuchungen über sexuellen Dimorphismus der Gametophyten bei heterothallischen Laubmoosen. Mit 3 Abbildungen und 9 Kurven im Text . . . . . 57—86

KÖHLER, FRANZ, Variabilitätsstudie an zwei Stämmen von Mucor mucilagineus Bref. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 365—376

LINNEMANN, GERMAINE, Beitrag zu einer Flora der Mucorineae Marburgs. Mit 25 Abbildungen im Text . . . . . 176—217

MEDWEDEWA, G., Zur Biologie der Bestäubung von Apocynum venetum L. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 39—56

MEYER, FRITZ JÜRGEN, Über die Verwendbarkeit von Trypanblau bei physiologisch-anatomischen Untersuchungen und die Frage der organeigenen Tracheen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 291—304

MICKAN, MAX, Zur Kenntnis der Oenothera argillicola Mackenzie. Genetische und zytologische Untersuchungen. Mit 17 Abbildungen im Text . . . . . 1—20

RENNER, O., Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 218—290

RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. I. Über eine dominante, semiletale Mutation (taeniata) im flavens-Komplex der Oenothera suaveolens. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 441—453

Seite

RENNER, O., Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von Sambucus, Veronica, Pelargonium, Spiraea, Chlorophytum. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 454—466

RINK, WILHELM, Zur Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Genetik der Lebermoosgattungen Anthoceros und Aspiromitus. Mit 28 Abbildungen im Text . . . . . 87—130

SCHLENKER, GERHARD, Experimentelle Untersuchungen in der Sektion Beccabunga Griseb. der Gattung Veronica. Mit 25 Abbildungen im Text und Tafel II . . . . . 305—350

SCHNEIDER, RICHARD, Untersuchungen über den Einfluß bestimmter Ernährungsfaktoren auf die Haarentwicklung bei Pflanzen. Mit 50 Abbildungen im Text . . . . . 131—152

SUESSENGUTH, KARL, Über einen Baum mit Wurzelknollen. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . . 377—383

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Theorien der Oenotheraforschung

Grundlagen zur experimentellen Vererbungs- und Entwicklungslehre

Von

Ernst Lehmann

Prof. der Botanik an der Universität Tübingen

Mit 207 Abbildungen im Text und einem Bildnis von Hugo de Vries

XVIII, 526 S. gr.8° 1922 Rmk 10.—, geb. 12.—

bis auf Widerruf abzügl. 10%

Botanisches Centralblatt, Bd. 143 (1922), Nr. 7: Das Werk ist einem starken Bedürfnis entgegengekommen und Biologen der verschiedensten Richtungen, Zytologen, Systematiker, experimentelle Vererbungsforscher vom Studenten bis zum Fachspezialisten werden es mit Nutzen lesen und mit Dank aus der Hand legen.

Ein breiter Raum, nicht nur nach dem Umfange gemessen, sondern das ganze Werk durchdringend, ist dem historischen Moment zugestanden . . . Der Verf. hat sich bemüht, den Theorien der Oenotheraforschung gegenüber objektiv zu bleiben und hat sie alle zu Worte kommen lassen. Daß darüber das eigene Urteil nicht unterdrückt ist, ist selbstverständlich; und, während der Leser an der Hand der Versuchsergebnisse veranlaßt wird, den Oenotheraexperimentatoren selbst zu folgen und über ihre Schlußfolgerungen sich selbst ein Urteil zu bilden, kommt doch der Standpunkt des Verf.s, der mehr als Kritiker, ohne selbst Material zur Lösung der Probleme herbeigebracht zu haben, an das Ganze herantritt, deutlich zum Ausdruck . . .

Das Werk ist in der Weise gegliedert, daß nach einer kurzen *Einleitung* über die Bedeutung und Entwicklung der Oenotheraforschung innerhalb der biologischen Wissenschaft zunächst über die „morphologisch-systematischen Studien" berichtet wird (S. 4—63), hiernach (S. 63—120) der allmähliche „Übergang zur strukturellen Untersuchung" dargestellt wird, der dann der *Hauptteil* der Arbeit (S. 120—500) gewidmet ist. Ein Kapitel über „Die Oenotheren und die Entwicklungslehre" macht den Schluß. Wie aus dieser Gliederung hervorgeht, unterscheidet der Verf. zwei Hauptperioden der Oenotheraforschung: 1. die morphologisch-systematische Forschung, die die Oenotheren im wesentlichen als Diplonten in Betrachtung zieht und eine 2. Periode, in der die strukturell-haplontische Forschung in zunehmendem Maße die Führung übernimmt. Im 1. systematischen Teil wird der Leser mit den verschiedenen Oenotherenspezies bekannt gemacht. . . . Die Übergangszeit ist gekennzeichnet durch die auf dem Boden der Pangenesistheorie ruhenden Vorstellungen . . . Die Mutationskreuzungen, Zwillingsbastarde, scheinbar konstanten Bastarde usw. werden an dieser Stelle behandelt . . . Es folgt nun eine ausführliche Darstellung der anatomischen und blütenbiologischen Tatsachen, der Befruchtungsverhältnisse, Samenbildung, Entwicklung und Keimung, wobei besonders die Untersuchungen von Renner bahnbrechend und richtungweisend gewesen sind, und endlich kurz der chromosomalen Verhältnisse.

Mit diesem Rüstzeug versehen wird der Leser an der Hand der Kreuzungsexperimente durch die verschiedenen Theorien zur Erklärung der Struktur der Oenotheren geführt. So lernt er nacheinander die Komplextheorie Renners, die Kernchimärentheorie von Lotsy, die Vorstellungen der Massenmutationen, Halbmutanten, die Verwertung der Morganschen Theorie der letalen Faktoren kennen, sowie die Einwände, die gegen die eine und andere erhoben sind. . . .

Es folgt nun die strukturelle Beschreibung der wichtigsten Onagraceen, eine Darstellung der Kreuzungsresultate, Beschreibung der Mutanten und ihrer Kreuzungen . . . Im Schlußkapitel wird das Wesen der Mutation erörtert und nach einer Darstellung der ursprünglichen de Vriesschen Theorie, wieder ausgehend von der Pongenesistheorie, die Frage behandelt, ob Kreuzung oder Mutation hier die Hauptrolle gespielt hat — und, allgemein, in der Entwicklung spielt. E. Schiemann, Potsdam.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Pflanzenzelle

Vorlesungen über normale und pathologische Zytomorphologie und Zytogenese

Von

Ernst Küster

Gießen

Mit 323 Abbildungen im Text

XII, 672 S. gr.8° 1935 Rmk 34.—, geb. 36.—

Protoplasma. Bd. 24 (1936), Heft 3: Es gibt Werke, die verschiedene Verfasser haben könnten, dieses aber konnte nur einen haben: Küster. Er hat die Riesenmaterie, die nun zur Beglückung aller Zellforscher so meisterhaft dargestellt ist, werden und wachsen gesehen, in rastlosen Forscherjahrzehnten selbst erlebt, hat ihre Entwicklung in vielfach grundlegender mannigfacher Weise gefördert, sie dauernd mit Liebe verfolgt und ist so zu ihrem besten Kenner geworden. Die eigene Note des Buches, das es von anderen Zytologien ganz wesentlich unterscheidet, ist schon im Untertitel ausgedrückt; es ist nicht nur eine Morphologie der Zelle, sondern auch eine Entwicklungsphysiologie, und beides in genialer Weise zu einer harmonischen Einheit verbunden, vertieft in einzigartiger Originalität durch die betonte Berücksichtigung der Pathologie der Zelle. . . . Junge Zytologen, alte Zytologen, Schüler und Lehrer, sie alle nehmen dieses Buch mit Spannung, Freude und Dankbarkeit in die Hand, sie danken dem Verfasser für die im Dienste der Wissenschaft und Lehre geleistete Riesenarbeit, sie danken aber ebenso dem Verlag, denn auch die Ausstattung ist erstklassig und der Preis im Rahmen des Möglichen niedrig gehalten.

F. Weber (Graz).

Österreich. botan. Zeitschrift. Bd. 84 (1936), Heft 4: Durch Küsters Buch wird die botanische Literatur um ein Standardwerk reicher. . . . Es ist das erste umfassende Lehrbuch der gesamten Zell-Anatomie. . . . Besonderer Hervorhebung wert scheinen dem Ref. zwei Züge des Werkes, seine Stellung zur systematischen Botanik und zur pathologischen Anatomie. Der Verf. vereinigt systematisch-zellmorphologisches und allgemein botanisches Wissen in einzig dastehender Art. Er gibt zahllosen Befunden, die, bisher nur dem Spezialisten geläufig, bloß in der algologischen oder mykologischen Fachliteratur behandelt waren, erstmalig ihren Platz im Lehrgebäude der allgemeinen Botanik, den sie fortan behalten werden. Dies wird das Werk auch dem Tallophytenforscher nahebringen, welcher Richtung er im einzelnen auch angehören mag. Und mancher Spezialist wird künftig das hier mit genialem Wurf erstellte Lehrgerüst moderner Zellenkunde heranziehen, um selbst seine Neubefunde am rechten Platze einzureihen.

Daß auch der Zellpathologe überall zu Worte kommt und daß normales und pathologisches Zellgeschehen in glücklichster Weise zur Einheit verwoben erscheint, kann bei des Verf.s bekannter führender Stellung auf dem Gebiete nicht verwundern. . . .

Die Schönheit und Eigenart des Küsterschen Stils macht das Studium des Werkes für den Verstehenden zum Genuß. Es wird keinem Fachbotaniker, wird in keiner wissenschaftlichen Bibliothek fehlen dürfen.

K. Höfler (Wien).

Göttingische gelehrte Anzeigen. 1936, Nr. 3/4: Küster gibt den Ertrag jahrzehntelanger Forscherarbeit mit einer kritischen Behandlung eines ausgebreiteten, sorgfältig nachgewiesenen Schrifttums in lebendiger, nicht allzu knapper Form. Oft spricht uns daraus die Unmittelbarkeit mündlichen Vortrags an. . . . Viel sorgfältige, eindringliche Beschreibung der Erscheinungen, die reine Beobachtung zeigt, wird geboten. . . .

Küsters trefflich ausgestattetes und für seinen Umfang nicht teures Werk bietet eine Fülle von Stoff und anregenden Gesichtspunkten. . . .

Prof. Dr. A. Kühn, Göttingen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Carl Wehmer

Die Pflanzenstoffe

Bestandteile und Zusammensetzung der einzelnen Pflanzen und deren Produkte

Botanisch-systematisch bearbeitet

Phanerogamen

Zweite, neubearbeitete und vermehrte Auflage

Zwei Bände / Rmk 105.—, geb. 110.—

Erster Band. XVI, 640 S. gr. 8° 1929 Rmk 45.—, geb. 47.50

Zweiter Band. Seite 641—1511 1931 Rmk 60.—, geb. 62.50

Schweizerische Apotheker-Zeitung. 1931, Nr. 31: . . . Nun, da das Werk abgeschlossen ist, überkommt den Phytochemiker ein Gefühl, das man vielleicht am treffendsten kennzeichnen kann als ein solches der literarischen Geborgenheit. . . . Es läßt sich nicht genug betonen, welche Erleichterung dieses erstklassige Nachschlagewerk jedem, der mit Pflanzenchemie zu tun hat, verschafft.

Archiv der Pharmacie. 1931, Heft 8: . . . Das Werk stellt nicht nur ein Werk, stellt nicht nur ein Denkmal emsigster Arbeit, sondern auch ein in hohem Grade wertvolles Hilfs- und Auskunftsmittel für weitere Forschungen wie für die pharmazeutische und fachverwandte Praxis dar.

Die Naturwissenschaften. 1932, Nr. 28: Das Werk ist zum Nachschlagen und zum Finden der Literatur unschätzbar. . . . E. Pringsheim, Prag.

Chemiker-Zeitung. Jhrg. 55 (1931), Nr. 60: Das der höchsten Anerkennung bereits für würdig befundene Werk liegt heute vollständig vor. . . . Es handelt sich um ein Standard-Werk, das für Botaniker und Chemiker, welche sich mit Pflanzenstoffen beschäftigen, unentbehrlich, zuverlässig und erschöpfend in seinen Angaben ist. Der Verfasser gewährt mit dieser Gabe der Erforschung der Pflanzenstoffe eine starke und zeitsparende Unterstützung. F. Mayer, Frankfurt a. M.

Ergänzungsband zur zweiten Auflage:

Nachträge aus den Jahren 1930 – 1934

Mitbearbeitet von Magdalene Hadders

Aus dem Nachlaß herausgegeben von Dr. Hans Amelung

Mit 1 Bildnis

IV, 244 S. gr. 8° 1935 Rmk 20.—, geb. 21.50

Der „Ergänzungsband" zur 2. Auflage bringt zu rund 1200 Pflanzenarten Nachträge aus der in den Jahren 1930 bis 1934 erschienenen Literatur; das Chemische Centralblatt wurde für diesen Zweck bis Ende 1934 durchgesehen.

Der Ergänzungsband ist die letzte literarische Arbeit Carl Wehmers. Das Manuskript war abgeschlossen und die Drucklegung sollte beginnen, als er am 11. Januar 1935 die Augen für immer schloß.

Lehrbuch der Botanik
für Hochschulen

Begründet von
E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck und A. F. W. Schimper

Neunzehnte, umgearbeitete Auflage

Bearbeitet von

Dr. Hans Fitting
ord. Professor an der Universität Bonn

Dr. Hermann Sierp
ord. Professor an der Universität Köln

Dr. Richard Harder
ord. Professor an der Universität Göttingen

Dr. George Karsten
ord. Professor an der Universität Halle-Wittenberg

Mit 868 zum Teil farbigen Abbildungen im Text

XII, 628 S. gr.8° 1936 Rmk 18.—, geb. 20.—

Apothekerzeitung (Berlin). 1929, Nr. 19: Das „Bonner Lehrbuch" oder auch „Viermännerbuch" gilt ohne Zweifel unter allen botanischen Lehrbüchern für Hochschulen als das führende und immer modernste. . . . Es enthält in gedrängter Form eine Darstellung unseres Gesamtwissens auf dem Gebiete der Botanik und ist daher dasjenige Lehrbuch, welches sich im Besitze eines jeden Botanikers befinden muß. . . .
Die Ausstattung des Buches ist in jeder Weise vortrefflich, und man muß es dem Verlage hoch anrechnen, daß das Buch bei der Fülle von Illustrationen, dem großen Satzspiegel und über 600 Seiten Text broschiert nur 18 RM. kostet. . . . Unter allen Lehrbüchern der Botanik genießt es die weiteste Verbreitung. P. N. Schürhoff, Berlin.

Angewandte Botanik. Bd. 13 (1931), Heft 5: . . . Der außerordentlich übersichtliche Text sowie die zahlreichen Abbildungen, die genaue Erläuterung der allgemeinen botanischen Begriffe sowie die große Klarheit in der Darstellung der Systematik machen das Buch trotz seines überraschend billigen Preises zu einem erstklassigen botanischen Lehrbuch. . . . Baerner, Berlin-Dahlem.

Der deutsche Junggärtner. 1929, Heft 15: . . . Jeder Junggärtner, der sich über das Maß des im Leitfaden gebotenen botanischen Wissens hinaus unterrichten will, kann kaum ein besseres Werk zur Hand nehmen, das ihm zusammenfassend das Neueste bietet. Besonders beachtenswert ist das zuverlässige und reichhaltige Abbildungsmaterial und die sehr umfangreichen Literaturangaben über einzelne Forschungsgebiete.

Zeitschrift f. Pflanzenkrankheiten. 1936, Heft 5: . . . Das „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen" ist derzeit weitaus das beste Lehrmittel, was man jedem Studierenden der Botanik aufs wärmste empfehlen kann. Es ist aber auch für jeden, der sich für Botanik interessiert, das beste Nachschlagewerk, in dem er — dank der so bald einander folgenden Auflagen — den neuesten Stand der Wissenschaft findet.
Prof. Dr. Tubeuf.

Kölnische Zeitung. 19. April 1936: . . . Es ist das Standardwerk der deutschen botanischen Wissenschaften und wohl das erste Lehrbuch dieses Faches.

De Zwerver (Rotterdam). 1935, Heft 12: . . . Met recht wordt het werk door Dr. Gargeanne genoemd: „Het leerboek der plantkunde, dat in verhouding tot de prijs het meeste geeft en 't fraaiste geïllustreerd is."

Beilage: Prospekt vom **Verlag Gustav Fischer in Jena**, über: **„Burgeff, Samenkeimung der Orchideen"**.